

SÉRIE A
N° 1308

N° D'ORDRE :
2177

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

M. P.-H. FISCHER

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA VIE RALENTIE DE L'ESCARGOT
(*Helix pomatia* L.).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le *M* Mai 1931 devant la Commission d'Examen

MM. PORTIER, *Président*

DEREIMS

GUILLIERMOND

} *Examineurs.*

RENNES

Imprimerie de L'OUEST-ECLAIR, 38, rue du Pré-Botté

1931

SÉRIE A
N° 1308

N° D'ORDRE :
2177

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

M. P.-H. FISCHER

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA VIE RALENTIE DE L'ESCARGOT
(*Helix pomatia* L.).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le Mai 1931 devant la Commission d'Examen

MM. PORTIER, *Président*

DEREIMS

GUILLIERMOND

} *Examineurs.*



RENNES

Imprimerie de L'OUEST-ECLAIR, 38, rue du Pré-Botté

1931

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. }
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

EMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
G. KENIGS Mécanique physique et expérimentale.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.
Jean PERRIN Chimie physique
L. LAPICQUE Physiologie générale.
Mme P. CURIE .. Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN Chimie générale.
L. MARCHIS Aviation.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des trans-

Professeurs }
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY .. Physique.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
P. PORTIER Physiologie comparée.
Charles PÉREZ ... Zoologie.
E. BLAISE Chimie organique
P.-A. DANGEARD .. Botanique.
Rémy PERRIER .. Zoologie (Enseignement P. C. N.).
Léon BERTRAND .. Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
G. JULIA Mathématiques générales.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
V. AUGER Chimie appliquée.
P. WINTREBERT .. Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ Biologie maritime.
Eugène BLOCH .. Physique théorique et physique céleste.
A. MAILHE Etude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN .. Théories physiques.
E. ESCLANGON Astronomie.
H. BÉNARD Mécanique expérimentale des fluides.
MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM .. Botanique.

E. PÉCHARD Chimie (Enseig. P.C.N.)
A. GUILLET Physique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY .. Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
A. DENJOY Calcul différentiel et
intégral.
H. MOUTON Chimie physique.
A. DUFOUR Physique (P.C.N.)
L. DUROYER Optique appliquée.
M. JAVILLIER Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY Zoologie.
A. DEBIERNE Radioactivité.
E. DARMOIS Physique.
G. BRUHAT Physique.
A. GUILLIERMOND .. Botanique (P.C.N.).
F. PICARD Zoologie (Evolution des
êtres organisés).

L. JOLEAUD Paléontologie.
M. FRÉCHET Calcul des Probabilités
et Physiques mathém.
Mme RAMART-LUCAS .. Chimie organique.
BÉGHIN Mécanique théorique des
fluides.
FOCH Mécanique expérimentale
des fluides.
PAUTHENIER Physique (P.C.N.)
VILLEY Mécanique physique et
expérimentale.
De BROGLIE Théories physiques.
LABROUSTE Physique du Globe.
FREUNDLER Chimie (P.C.N.).
PRENANT Zoologie.
P. JOB Chimie générale.
CHRÉTIEN Optique appliquée.

Secrétaire A. PACAUD.

A MON PÈRE

Henri FISCHER

Maître de Conférences adjoint à la Faculté
des Sciences de Paris.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	5
1 ^{re} PARTIE. — Vie ralentie et vie active.....	7
Chap. I. — Etude de l'épiphragme.....	8
Chap. II. — Conditions de la vie ralentie.....	29
Chap. III. — Etude expérimentale du réveil.....	41
2 ^e PARTIE. — Les variations de la teneur en eau.....	51
Introduction	53
Chap. I. — Dosage de l'eau des tissus.....	59
Chap. II. — Perte d'eau dans un temps donné.....	85
3 ^e PARTIE. — Etude de la respiration.....	101
Introduction	101
Chap. I. — Conditions naturelles et conditions du laboratoire. — Influence du jeûne.....	110
Chap. II. — Réveil et mouvement.....	120
Chap. III. — Facteurs externes influant sur la respiration. — Influence de la température ; basses températures	124
Chap. IV. — Influence des gaz de l'air.....	135
Chap. V. — Facteurs internes. — Influence de la teneur en eau	158
Chap. VI. — Autres facteurs internes. — Le glucose....	166
Chap. VII. — Glucose évolué de Wurmser et Geloso..	170
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	175
OUVRAGES CITÉS	183

RECHERCHES SUR LA VIE RALENTIE DE L'ESCARGOT

(*Helix pomatia* L.)

par P.-H. FISCHER

INTRODUCTION

L'Escargot est, au point de vue physiologique, l'un des Invertébrés dont l'étude approfondie s'impose le plus. Pourtant, malgré les recherches diverses dont il a été l'objet, la connaissance de son activité fonctionnelle laisse encore à désirer.

Lorsqu'en particulier on envisage la vie ralentie si caractéristique de cet animal, on constate rapidement l'insuffisance des notions acquises.

Les observations et les expériences dont je vais exposer les résultats tendent à faire mieux connaître certains aspects de la physiologie de l'Escargot, et plus spécialement de la vie ralentie.

Ce mémoire est divisé en trois parties. La première comprend une étude sur l'épiphragme et des données expérimentales sur le sommeil et le réveil et les facteurs qui les conditionnent. Dans la seconde et la troisième parties, j'étudierai en détail l'hydratation et la respiration. Opposant la vie ralentie à la vie active, je tenterai d'en expliquer les alternatives par

l'influence de facteurs physiques ou physiologiques bien déterminés.

La plus grande partie de ce travail a été faite au laboratoire de Physiologie de l'Institut Océanographique, sous la direction de M. le Professeur P. PORTIER, de l'Académie de Médecine, dont les conseils et les encouragements m'ont été précieux. Les observations relatées dans le premier chapitre (première partie) et une partie de celles relatées dans le troisième chapitre ont été effectuées au laboratoire de Zoologie de la Sorbonne, dirigé par M. le Professeur Ch. PÉREZ. Plusieurs de mes résultats sont la répétition ou le développement d'expériences publiées en collaboration avec M. MARCEL DUVAL [36, 49], qui m'a utilement initié à différentes techniques.

J'adresse mes très sincères remerciements à toutes les personnes qui m'ont guidé ou secondé à propos de ce travail, en particulier à M. GEORGES BOHN, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences, qui a bien voulu relire mon manuscrit.

PREMIÈRE PARTIE

VIE RALENTIE ET VIE ACTIVE

On sait que l'Escargot de Bourgogne (*Helix pomatia* L.) passe l'hiver en vie ralentie, enfoncé dans le sol, l'ouverture de sa coquille fermée par un solide épiphragme. Au printemps, il se réveille brusquement, sort de terre et va chercher sa nourriture.

Il y a donc, dans la vie de cet Escargot, deux périodes bien tranchées : environ six mois d'hibernation, et six mois de vie active. Cette seconde période elle-même comporte l'alternance d'une activité vraie (particulièrement intense à l'humidité), et d'une vie ralentie ou sommeil pouvant se prolonger par temps très sec (estivation).

En définitive, nous opposerons à la vie active la vie ralentie sous toutes ses formes : hibernation, sommeil ou estivation).

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DE L'ÉPIPHRAGME

Chez l'Escargot la vie a, peut-on dire, l'épiphragme pour attribut.

L'épiphragme n'est pas seulement une entité morphologique; il joue un rôle physiologique important qu'on ne pourrait bien définir sans une étude préalable.

§ I^{er}. — DIFFÉRENTES SORTES D'ÉPIPHRAGMES.

L'épiphragme se forme lors du retrait du corps dans la coquille. Sa nature, sa forme, sa couleur, varient suivant les espèces. On trouvera de nombreux renseignements à cet égard, notamment dans un travail du D^r PAUL FISCHER [44] ⁽¹⁾.

Chez l'*Helix pomatia*, l'épiphragme qui se forme à l'automne est opaque, très calcaire, bien différent du voile muqueux mince et transparent, sécrété par le même Escargot dans toute autre circonstance. J'appellerai « gros épiphragme » ce couvercle épais, qui constitue évidemment une adaptation hivernale.

Il ne faudrait pas croire que cette adaptation soit générale. Nombre d'espèces ne sécrètent qu'une seule sorte d'épiphragme, soit mince et surtout muqueuse

(1) Citons pour mémoire un article plus récent de VOHLAND [104], 1913, qui n'apporte guère de détails nouveaux.

comme chez divers Escargots à coquille mince, soit toujours très calcaire, comme chez certains Pulmonés à coquille épaisse, *Leucochroa candidissima* L. par exemple.

Le gros épiphragme lui-même, chez *Helix pomatia*, peut ne pas exister; le D^r FISCHER a cité des cas d'Escargots ayant passé l'hiver dans de bonnes conditions sans former leur gros épiphragme. Mais, dans ce cas, l'animal n'est guère moins protégé, car il supplée à ce défaut soit en se collant sur un congénère ou sur un objet quelconque, soit en sécrétant de nombreux épiphragmes muqueux.

Beaucoup d'Escargots ont en effet tendance à boucher leur ouverture non seulement par l'épiphragme, mais par des matières empruntées au milieu extérieur. Les cailloux, les parois rocheuses, l'écorce des arbres, peuvent, pour bien des espèces, tenir lieu d'épiphragme. Les feuilles, les tiges herbacées sont également utilisées : *Helix cricetorum* Müll., par exemple, se fixe très constamment à une certaine hauteur sur les tiges des Graminées fourragères. Parfois, les Escargots amassent et entraînent avec leur pied des brindilles ou autres débris qui, agglomérés avec du mucus, bouchent l'ouverture de la coquille. SPENCE [99], 1911, a même cité un cas où des débris étaient accumulés par l'Escargot (*Helix pomatia*) en un amas sous lequel l'animal allait ensuite s'abriter.

Chez *Helix pomatia* ce recours à des corps étrangers est fréquent, non pas lors de la formation du gros épiphragme, toujours entier et libre ⁽¹⁾, mais lorsque l'animal va sécréter un épiphragme mince : il est rare, dans la nature, qu'un tel épiphragme soit

(1) Cette indépendance existe pour tous les épiphragmes très calcaires et assez épais pour bien isoler l'Escargot,

tendu sur toute l'ouverture de la coquille. L'Escargot se colle le plus souvent à quelque objet, et l'épiphragme est réduit à une couronne muqueuse reliant l'objet à l'ouverture de la coquille. Dans ces conditions, le retrait du corps est moindre; le pied reste même souvent en contact avec l'objet, auquel il contribue à fixer l'animal.

Un autre moyen d'isolement, déjà décrit, est la juxtaposition de nombreux épiphragmes muqueux, sécrétés au fur et à mesure du retrait du corps ⁽¹⁾.

J'ai compté jusqu'à 7 épiphragmes chez un seul Escargot. On peut admettre que cet ensemble tient lieu d'un épiphragme épais : le même but est atteint, puisque l'animal résiste dans un cas comme dans l'autre, et la morphologie nous permet également cette assimilation : en effet, ainsi que l'a remarqué le Dr FISCHER, le plus interne des épiphragmes ainsi juxtaposés a un aspect particulier (brun et papyracé); or, cet aspect est identique à celui de la couche interne du gros épiphragme, couche riche en phosphates alcalino-terreux, qui n'est sécrétée en automne qu'après la masse calcaire.

D'après ce que j'ai pu observer, ces épiphragmes successifs se produisent surtout chez les animaux mal nourris. Un Escargot bien nourri avant le début de son hibernation sécrète toujours un épiphragme très épais. Mais ce gros épiphragme est formé une seule fois, chaque automne ⁽²⁾; la quantité de calcaire nécessaire à sa formation est en effet considérable. Son épaisseur est d'ailleurs variable, selon la richesse en

(1) Notons que les ruptures accidentelles de la coquille sont bouchées par de petits voiles muqueux sécrétés en même temps que l'épiphragme.

(2) On ne trouve jamais, chez *Helix pomatia*, deux gros épiphragmes se doublant. Chez *Leucochroa candidissima*, par contre, j'ai observé souvent la succession de deux épiphragmes calcaires.

calcaire dont l'animal a pu disposer. Lorsque le gros épiphragme n'est pas très épais, il se forme intérieurement une série d'épiphragmes muqueux d'autant plus nombreux que l'épaisseur de la masse calcaire est moindre.

J'ai constaté que la formation d'un épiphragme, même muqueux, est d'autant moins facile que l'animal est à jeun depuis plus longtemps. Si on enlève le gros épiphragme d'un *Helix pomatia*, l'Escargot le remplace par un ou plusieurs voiles muqueux aussi riches que possible en calcaire, mais ces voiles ne se forment qu'au bout de plusieurs jours, ou même de plusieurs semaines, d'autant plus rarement ou plus lentement que la vie ralentie a été plus longue. Il en est de même chez *Leucochroa candidissima*, à l'épiphragme mince, mais très calcifié, opaque et cassant : ayant enlevé l'épiphragme d'un individu fraîchement récolté, j'ai constaté qu'un nouvel épiphragme commençait à se former au bout d'une demi-heure, et devenait d'épaisseur et de solidité normales au bout de deux heures environ. Pour un autre individu, soumis au jeûne depuis quatorze mois, il s'écoula plusieurs heures entre la rupture de l'épiphragme (enlevé dans les mêmes conditions) et le début d'une nouvelle sécrétion ; au bout de vingt-quatre heures seulement, le nouvel épiphragme était achevé.

§ 2. — ETUDE DESCRIPTIVE DE LA SÉCRÉTION DE L'ÉPIPHRAGME

Formation de l'épiphragme muqueux d'Helix pomatia. — J'ai observé le mode de formation de l'épi-

phragme mince que l'*Helix pomatia* peut sécréter en tout temps.

L'animal étant retiré dans sa coquille, le manteau tend à recouvrir les autres parties du corps, y compris le pied, qui fait tout au plus une légère saillie vers le milieu.

Le manteau peut présenter deux solutions de continuité : la région du pied et celle du pneumostome, toutes deux reliées par un sillon résultant de l'affrontement des bords du manteau (fig. 1).

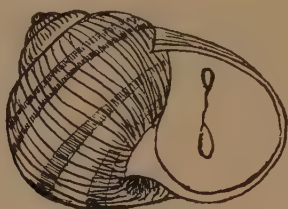


FIG. 1. — Retrait du pied à la formation de l'épiphragme d'*Helix pomatia* L.

Les sécrétions qui formeront l'épiphragme sont produites par les glandes du manteau, formées de cellules muqueuses et de cellules à calcaire. La sécrétion du mucus forme une lame visqueuse sur presque toute la surface; d'ailleurs, même dans les régions où le manteau fait défaut, la continuité de l'épiphragme sera néanmoins assurée. Voici comment :

Région du pied. — Au moment du retrait de l'animal, les impuretés et débris variés qui adhéraient à son corps sont rassemblés par les mouvements musculaires, et probablement aussi ciliaires ⁽¹⁾, du pied, avec les excréments qui peuvent être émis lors de ce

(1) Voir P.-H. FISCHER [46].

retrait ⁽¹⁾. Ces impuretés sont souvent groupées vers le centre de la surface du manteau. A leur défaut, on voit parfois à la pointe du pied un bouchon muqueux (fig. 2) formé par les glandes pédieuses; le

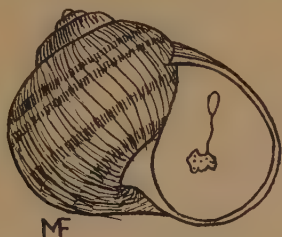


FIG. 2. — Bouchon muqueux formé par les glandes pédieuses (cas particulier).

mucus qui le constitue brunit au bout de quelques jours tandis que l'épiphragme proprement dit reste transparent et incolore. C'est autour de cet amas central que converge la sécrétion palléale d'un mucus incolore, généralement peu mélangé de calcaire, qui donnera en se solidifiant la lame de l'épiphragme.

Région du pneumostome. — Les glandes de la région du pneumostome sécrètent au contraire un mucus mélangé de beaucoup de calcaire. J'ai assisté à son émission, qui se fait d'un coup, avec une contraction du sphincter palléal. Ce mucus vient compléter l'épiphragme dans la région correspondant au pneumostome, où il forme, en se solidifiant rapidement, une tache blanche caractéristique.

Consolidation de l'épiphragme. — La lame continue ainsi constituée en peu de temps (10 minutes par exemple) est épaisse et mal tendue. Si on souffle légèrement sur elle, elle tremble mollement.

(1) Les épiphragmes muqueux, ainsi que l'épiphragme calcaire de *Leucochroa candidissima*, sont souvent traversés d'excréments. Il n'en est pas de même pour le gros épiphragme d'*Helix pomatia*.

Mais une déshydratation ne tarde pas à se produire. Au bout d'une demi-heure, par exemple, on voit apparaître un aspect irisé qui gagne à partir de la région périphérique. La partie irisée se montre parfaitement rigide, tandis que celle qui ne l'est pas encore continue à trembler au moindre souffle. En peu de temps, le dessèchement est accompli sur toute la surface de l'épiphragme, qui acquiert alors son allure définitive : lame bien tendue, qui ne sera ni remaniée, ni réparée.

Cette déshydratation coïncide avec un recul du corps de l'Escargot qui, jusque-là en contact avec toute la surface interne de l'épiphragme, s'en sépare alors et se retire de plusieurs millimètres, déterminant la formation d'un espace que nous appellerons, pour la commodité de l'exposé, la *chambre de l'épiphragme*.

Gros épiphragme d'Helix pomatia. — Chez l'*Helix pomatia*, au moment où va commencer l'hibernation, on observe une abondante sécrétion d'un liquide blanc. Très gluant d'abord, ce dernier acquiert la consistance du caoutchouc et se solidifie en quelques minutes sur les doigts de l'observateur ou sur une lame de verre, donnant une incrustation calcaire très adhérente.

L'animal une fois rétracté dans sa coquille, son manteau se couvre de ce liquide blanc, qui ne tarde pas à se solidifier. Il y a toutefois, comme l'indique le D^r FISCHER [44], quelques parties de la surface où l'épiphragme ne se forme pas immédiatement.

§ 3. — FORMES DE CRISTALLISATION DU CALCAIRE

Le calcaire de l'épiphragme est surtout formé de carbonate de calcium. Chez *Helix pomatia*, par exemple, le gros épiphragme contient, selon WICKE [107], p. 78 : 86,75 % de ce sel.

Dans l'épiphragme mince d'*Helix pomatia*, les recherches de FLÖSZNER [52], p. 433 et celles de Marcel PRENANT [91], p. 331 ont montré que le calcaire se trouvait sous forme de sphérules amorphes à stroma albumineux et de sphérolithes présentant en lumière polarisée le phénomène de la croix noire. Les sphérolithes proviennent d'une cristallisation des sphérules, et MARCEL PRENANT a étudié les modalités de cette cristallisation, qui est activée par les alcalis, et qui ne peut se produire hors de la présence d'eau. Il en résulte que si le desséchement d'un épiphragme est très rapide le calcaire y reste à l'état de sphérules amorphes.

Ayant étudié l'épiphragme de diverses espèces d'Escargots ⁽¹⁾, j'ai constaté qu'il s'y trouvait, outre les sphérules amorphes et les sphérolithes, des cristaux vrais ayant quatre directions d'extinction en lumière polarisée et ne présentant pas la croix noire. J'ai observé en particulier des rhomboèdres, qui sont la forme de cristallisation de la calcite ⁽²⁾.

J'ai d'ailleurs vérifié la présence de la calcite dans le gros épiphragme d'*Helix pomatia* en pratiquant, à l'aide des conseils de M. le Professeur WALLERANT ⁽³⁾,

(1) J'ai été aidé dans la récolte de ces animaux, notamment par M. ANTOINE FOUQUÉ.

(2) On sait que la coquille d'*Helix* est constituée au contraire par de l'aragonite. Voir LACROIX [60], t. III, p. 441-447 et 678-679.

(3) L'appui de M. le Professeur LACROIX et de M. VIENNOT m'a été très utile aussi dans ces recherches.

la réaction de MEIGEN : la poudre résultant du broyage de l'épiphragme, chauffée quelques minutes dans une solution d'azotate de cobalt, donne une coloration bleue.

Mais une autre chose m'a frappé en examinant ces cristaux : leur forme et leur disposition, ainsi d'ailleurs que celles des sphérolithes, ne sont pas les mêmes dans les différentes espèces d'Escargots.

Prenons quelques exemples :

1°) *Helix pomatia* L. (épiphragmes minces). — Si l'on observe la plage calcaire correspondant à la région du pneumostome, on y voit principalement de

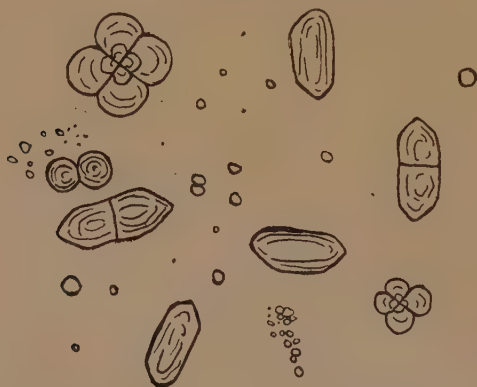


FIG. 3. — Cristaux de l'épiphragme d'*Helix pomatia* L., $\times 540$.

gros sphérolithes présentant la croix noire en lumière polarisée, et beaucoup plus rarement des cristallisations plus petites et allongées, de structure sphérolitique, déjà signalées par MARCEL PRENANT. Mais si l'on observe d'autres régions de l'épiphragme on y rencontre, outre les sphérolithes (souvent plus petits), des CRISTAUX un peu allongés, pentagonaux ou hexagonaux, souvent accolés par deux ou par quatre (fig. 3).

2°) *Helix aspersa* L. — Dans la région correspondant au pneumostome, les traînées de spérules sont rares; on trouve des sphérolithes pouvant atteindre



FIG. 4. — Cristaux de l'épiphragme d'*Helix aspersa* Müll., $\times 540$.

jusqu'à $100\ \mu$ de diamètre, et aussi des cristaux ayant souvent leur centre sombre en lumière polarisée, mais ne donnant pas la croix noire. Dans les autres régions de l'épiphragme, les traînées de sphérules sont abon-

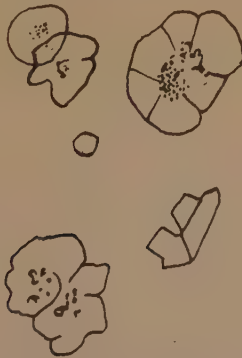


FIG. 5. — Groupement de cristaux de l'épiphragme d'*Helix aspersa* Müll., $\times 540$.

dantes, signe d'une dessiccation plus rapide; les sphérolithes sont petites et assez rares; la majorité des éléments figurés est constituée par des cristaux de

forme assez variée, souvent losangique (fig. 4). Il est rare que ces cristaux s'accolent par 2 ou par 4 comme chez l'*Helix pomatia*. Lorsqu'ils se réunissent, c'est le plus souvent en groupements irréguliers (fig. 5), pouvant donner naissance à des sphérolithes, ainsi que le prouve l'apparition progressive de la croix noire sur ces amas observés en lumière polarisée.

Sphérules et sphérolithes sont souvent jaunes ou bruns chez *Helix aspersa*, alors qu'ils sont incolores chez *Helix pomatia*. Cette teinte est due probablement au pigment jaune du mucus.

3°) *Helix hortensis* Müller. — Les trainées de sphérules sont beaucoup plus rares dans la région du pneumostome que dans le reste de l'épiphragme, tandis qu'un fait inverse se produit pour les éléments



FIG. 6. — Cristaux de l'épiphragme d'*Helix hortensis* MÜLL., $\times 540$.

cristallisés. Les sphérules, qui sont amorphes, grossissent pour donner des cristaux généralement arrondis ou surtout piriformes qui, en lumière polarisée,

ont quatre directions d'extinction mais ne présentent pas la croix noire. Les cristaux piriformes s'accolent deux par deux par leurs pointes, formant des éléments qui, par cristallisations secondaires, finissent par avoir un aspect en haltère (fig. 6) ou rectangulaire.

La forme en haltère est de beaucoup la plus constante, surtout dans la région du pneumostome où ces éléments sont très nombreux et permettent de caractériser au premier coup d'œil l'épiphragme d'*Helix hortensis*. Ces éléments ne présentent pas la croix noire en lumière polarisée; pourtant, leur structure est plutôt sphérolithique, car ils ne s'éteignent pas franchement.

Des sphérolithes peuvent exister en outre, souvent formés par la soudure de plusieurs cristaux accolés par leurs pointes comme les tranches d'un gâteau.

4°) *Helix nemoralis* L. — Les cristaux, généralement allongés et hexagonaux, se soudent souvent en

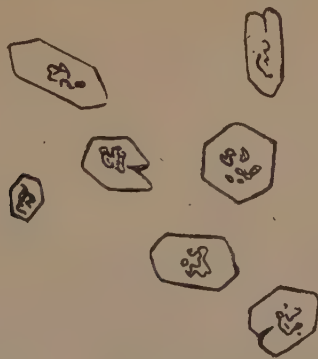


FIG. 7. — Cristaux de l'épiphragme d'*Helix nemoralis* L., $\times 540$.

long (fig. 7). Ce fait était plutôt exceptionnel chez la précédente espèce. Il y a, de plus, dans les cristaux

d'*Helix nemoralis*, des inclusions filiformes que je n'ai pas rencontré ailleurs.

Ces exemples suffiront à montrer qu'il existe dans l'épiphragme des Pulmonés une spécificité de cristallisation comparable à celle que l'on connaît pour les spicules calcaires des Tuniciers, Doridiens, Brachiopodes, Echinodermes ou Spongiaires. Cette spécificité n'est d'ailleurs pas plus absolue que celle des spicules en question.

En ce qui concerne les Escargots, il est vraisemblable que la forme des cristaux dépend étroitement des conditions locales de leur genèse (dessiccation plus ou moins rapide, p H, etc.), et non de conditions proprement spécifiques. Ainsi M. Marcel PRENANT et moi avons fait l'expérience suivante : ayant recueilli le mucus d'un *Helix pomatia* et en ayant abaissé le p H, nous avons constaté qu'il se formait dans ces conditions plus de cristaux et moins de sphérolithes qu'à l'ordinaire. Toutes les formes de cristallisation doivent pouvoir se rencontrer dans chacune des espèces d'Escargots.

Mais, en fait — et c'est là l'essentiel — les différences d'aspect observées entre différentes espèces sont très sensibles. Il est naturel que, malgré quelques variations, les conditions déterminantes telles que la quantité de calcaire et de mucus émis, le p H, etc., soient propres à chaque espèce. Pratiquement, on pourra donc reconnaître une spécificité si l'on s'astreint à examiner un nombre suffisant d'épiphragmes.

Etant donné les difficultés de la Systématique dans le groupe des Pulmonés, il ne faut pas négliger l'appoint offert par l'épiphragme pour la discrimination des espèces.

Ces observations, auxquelles j'ai été amené à propos de la structure de l'épiphragme et qui donnent d'ailleurs une idée plus exacte de cette structure, sont pourtant un peu en marge du but que je me suis proposé dans ce chapitre : faire connaître de l'épiphragme ce qui peut renseigner sur son rôle physiologique.

La question importante à ce point de vue est celle de la perméabilité aux gaz de l'air. Les résultats de mes recherches sur cette question (qui vont être exposés) auront, je crois, plus de sens après les indications que je viens de donner sur le mode de formation et sur la structure fine de l'épiphragme.

§ 4. — PERMÉABILITÉ DE L'ÉPIPHRAGME

L'épiphragme est-il perméable aux gaz de l'air ?

Ainsi que nous le verrons plus loin, l'Escargot respire manifestement même lorsqu'il est retiré derrière son épiphragme. Il faut donc bien que l'épiphragme ou la coquille soient perméables.

Pourtant, à la lecture des auteurs, la question ne paraît pas aussi simple. Tout d'abord, il semble y avoir différents cas. SPALLANZANI [98], par exemple, a constaté pour *Helix nemoralis* L. une respiration à travers l'épiphragme; pour *Helix lusitanica* L., par contre, le même auteur a conclu à l'imperméabilité après avoir fait l'expérience suivante : on prend un long tube de verre, dont on ferme une extrémité par un épiphragme fixé à l'aide de cire à cacheter; le tube est alors rempli de mercure et retourné sur une cuve à mercure; dans ces conditions, le mercure ne

baissait que jusqu'au niveau correspondant à la pression barométrique.

Pour l'*Helix pomatia* lui-même, personne ne conteste une respiration à travers l'épiphragme, mais les auteurs ne sont pas très fixés sur ses modalités. Dans un travail assez récent, KUNKEL [68], p. 96, a constaté que la lame muqueuse doublant le gros épiphragme est interrompue dans la région correspondant au pneumostome, celle-ci étant constituée seulement par une masse calcaire. L'auteur en conclut que cette partie, plus poreuse, et située précisément en face du poumon ⁽¹⁾, peut servir aux échanges gazeux et à l'évaporation. L'hypothèse de KUNKEL remet en question la perméabilité des parties muqueuses qui doublent presque toute la surface de l'épiphragme.

Il fallait trancher la question d'une façon définitive, et j'ai utilisé dans ce but la méthode qui a permis à P. BECQUEREL [5] de démontrer que des téguments de graines sont imperméables aux gaz de l'air tandis que les cotylédons sont perméables. C'est, à quelques variantes près, la méthode de SPALLANZANI.

J'ai donc pris des tubes de verre de 85 cm. de longueur et de 6 mm. de diamètre, dont je bouchais l'une des extrémités avec un gros épiphragme d'*Helix pomatia* bien intact, soigneusement fixé ou mastiqué par un enduit imperméable. Les tubes ayant été remplis de mercure propre et sec, les bulles d'air chassées, je fermais avec le doigt le bout libre du tube et je retournais ce dernier sur une cuve à mercure (fig. 8). Des tubes témoins étaient préparés, fermés à la flamme ou bouchés d'une façon comparable à celle de l'expérience.

(1) Il faut rappeler que le poumon n'est pas, chez l'Escargot, la seule surface respiratoire.

J'ai constaté que pour les tubes témoins le niveau du mercure se déplaçait seulement dans les limites des variations barométriques. Par contre, dans tous les tubes bouchés par l'épiphragme (quelle que soit la partie de sa surface mise en expérience), le niveau

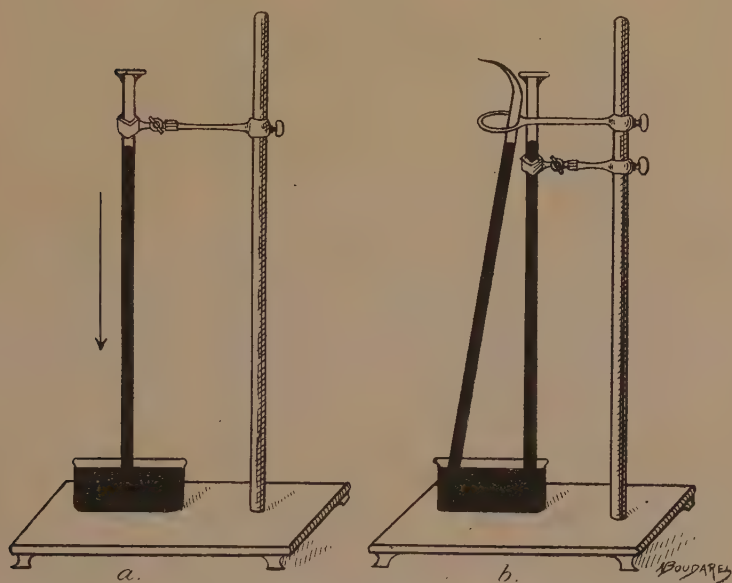


FIG. 8. — Perméabilité de l'épiphragme; *a*, tube fermé par un épiphragme; *b*, tubes témoins fermés à la flamme ou par une lame de verre.

du mercure baissait continuellement jusqu'au niveau de la cuve. L'ÉPIPHRAGME D'*Helix pomatia* EST DONC PERMÉABLE AUX GAZ DE L'AIR PAR TOUTE SA SURFACE.

La descente du mercure, rapide au début, se ralentit progressivement. Exemple :

TABLEAU 1

Helix pomatia. — Perméabilité du gros épiphragme.

Temps écoulé depuis le début de l'expérience.	Hauteur du mercure dans le tube.
0	740 mm.
20 minutes	600 mm.
2 h. 30	270 mm.
3 h. 30	210 mm.
8 h.	80 mm.
18 h.	40 mm.

La courbe résultant de ces chiffres (fig. 9) montre que la vitesse de passage de l'air à travers l'épiphragme, suivant les lois de la diffusion, est proportionnelle à la pression.

La durée de refoulement du mercure dépend essen-

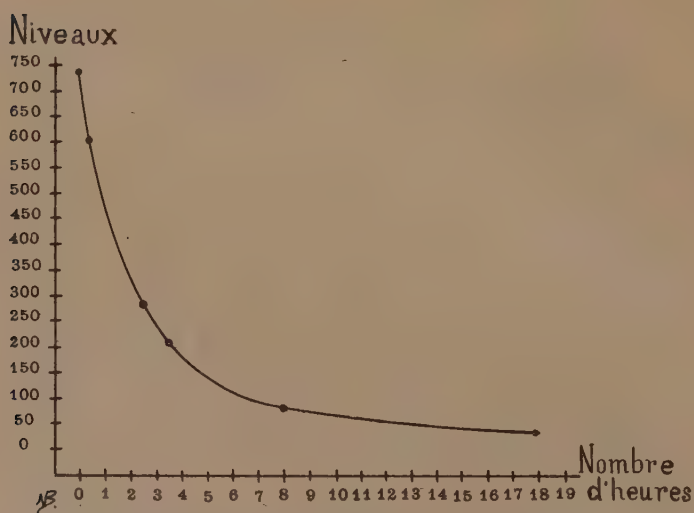


FIG. 9. — Courbe de diffusion à travers l'épiphragme.

tiellement de l'épaisseur de l'épiphragme. Pour le gros épiphragme d'*Helix pomatia*, cette durée varie de 14 minutes à plus de 20 heures dans mes expériences. Les Escargots capables de sécréter un épiphragme très épais restreignent donc beaucoup la facilité de leurs échanges gazeux.

Notons que les gaz circulent à travers l'épiphragme aussi bien latéralement que perpendiculairement à la surface. Je m'en suis assuré en imperméabilisant la partie libre de l'épiphragme correspondant à l'orifice

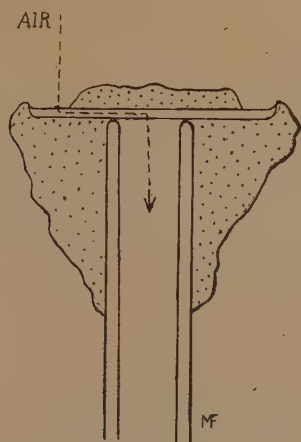


FIG. 10. — Circulation latérale des gaz à travers l'épiphragme.

du tube (conformément au schéma de la figure 10). La circulation de l'air n'a nullement été interrompue.

Il est vraisemblable que tous les gaz traversent le gros épiphragme. C'est le cas pour la vapeur d'eau (voir p. 87, tabl. 40). J'ai constaté également que les Escargots retirés derrière leur gros épiphragme sont tués par les vapeurs d'éther sulfurique.

La perméabilité n'est pas la même à l'égard des liquides. Je m'en suis rendu compte en mettant au

contact d'un épiphragme une colonne de liquide contenue dans un tube. Ni l'eau, ni l'alcool absolu ne traversent le gros épiphragme, qui ne semble pas même s'imprégner de liquide. Ayant coloré avec du vert-lumière une colonne de 29 cm. d'alcool absolu surmontant un épiphragme, j'ai constaté au bout de trois jours que seule la partie en contact avec le liquide avait été colorée, mais très superficiellement. Par contre, les épiphragmes membraneux, même les plus épais, sont immédiatement traversés non par l'eau, mais par l'alcool absolu. L'eau peut d'ailleurs entamer les épiphragmes minces par dissolution du calcaire (voir p. 44).

Passage de l'air à travers la coquille. — La chambre de l'épiphragme est limitée en partie par la coquille. Dans les cas extrêmes de vie ralentie, lorsque le retrait du corps est considérable, l'importance relative de la coquille comme paroi en est accrue. Les parties molles ne remplissent d'ailleurs pas entière-



FIG. 11. — *Helix lapicida* L. Observation par transparence de l'amaigrissement du corps.

ment le reste de la spire; une autre chambre peut se former en arrière, surtout après un jeûne prolongé (voir, par exemple, la figure 11). Il est donc important à tous égards de savoir si l'air peut passer à travers la coquille.

Utilisant le même procédé que pour l'épiphragme, j'ai expérimenté sur des fragments de coquilles appartenant à diverses espèces de Pulmonés ou même de Prosobranches terrestres, particulièrement *Helix pomatia* L., *Leucochroa candidissima* L., *Cyclostoma sulcatum* Drap. Toutes ces expériences m'ont donné le même résultat : l'air passe à travers la coquille, mais beaucoup plus lentement qu'à travers l'épiphragme. En voici un exemple, pour *Helix pomatia* :

TABLEAU 2

Helix pomatia. — Perméabilité de la coquille à l'air.

Temps écoulé depuis le début de l'expérience.	Hauteur du mercure dans le tube.
0	695 mm.
5 h. 30	689 mm.
48 h.	665 mm.
3 jours	649 mm.
4 »	644 mm.
5 »	639 mm.
6 »	632 mm.
7 »	620 mm.
8 »	613 mm.

Dans un tube témoin, fermé à la flamme, les niveaux oscillaient entre 690 et 710, limites des variations barométriques. La vitesse de passage de l'air est, bien entendu, proportionnelle à l'épaisseur de la coquille.

Le *Cyclostoma sulcatum*, étant un Prosobranch, ne sécrète pas d'épiphragme, mais se retire pour hiberner derrière son opercule. L'opercule joue le même

rôle que l'épiphragme, avec cette différence que le corps lui reste adhérent. L'opercule, lui aussi, est perméable à l'air, qui le traverse très rapidement.

L'existence d'échanges gazeux à travers la coquille des Mollusques terrestres avait été pressentie par le D^r PAUL FISCHER ⁽¹⁾. La preuve est faite maintenant de leur réalité.

CONCLUSIONS

L'épiphragme est formé, on le sait, de mucus et de calcaire. Le calcaire peut cristalliser non seulement sous forme de sphérolithes mais aussi sous forme de cristaux de calcite.

Sphérolithes et cristaux ont une forme et un agencement qui varient dans une mesure appréciable suivant les espèces.

Les gaz peuvent circuler à travers cette structure de l'épiphragme et même à travers la coquille. Il en résulte que l'Escargot hibernant reste en communication avec le milieu extérieur ; sa vie est donc ralentie, mais non suspendue comme celle d'organismes tels que les graines, capables de s'entourer d'enveloppes imperméables et de supprimer leurs oxydations.

(1) Voir GARNALT [55], p. 10. Garnalt ne croyait pas à la perméabilité de la coquille; soupçonnant néanmoins des échanges gazeux chez le Cyclostome, il pensait que ces échanges doivent se produire « par les espaces vides qui existent entre la coquille et les bords de l'opercule » (loc. cit., p. 37-38).

CHAPITRE II

CONDITIONS DE LA VIE RALENTIE

§ 1. — ENTRÉE EN SOMMEIL

Comme on le sait, le froid, la sécheresse, etc..., provoquent la cessation de l'activité ⁽¹⁾. SPALLANZANI [98] et GASPARD [56] ont remarqué qu'en dehors de certaines limites de température l'Escargot ne pouvait plus ramper.

L'animal entrera donc en vie ralentie aussi souvent que se produiront les conditions défavorables à son activité.

Pour un sommeil durable, comme l'hibernation ou parfois l'estivation, les Escargots s'isolent particulièrement. En automne, surtout dans les régions froides, ils s'enterrent ⁽²⁾ à une certaine profondeur, par exemple 20 à 35 cm. pour *Helix pomatia* (LANG [70, 71], KUNKEL [68]), 1 à 4 pouces (env. 3 à 11 cm.) pour *Helix nemoralis* (SPALLANZANI). Ils sécrètent en outre à cette époque leur gros épiphragme.

L'épiphragme membraneux d'un Escargot se forme très facilement dans des circonstances diverses. Il n'en est pas de même du gros épiphragme.

Pour ce dernier, divers facteurs semblent influencer

(1) On trouvera dans PELSENER [83] la mise au point de ces questions en ce qui concerne les Mollusques.

(2) Certaines espèces peuvent également s'enfouir profondément pour l'estivation. Ainsi, en Corse, *Helix tristis* Pfeiffer se retire jusqu'à 60 cm. sous le sol, et peut y passer plusieurs mois immobile pour ne reparaitre qu'à la fin de l'automne (LECOQ [74], p. 146).

sur sa formation. J'ai indiqué plus haut (p. 10) que les Escargots bien nourris sont plus aptes que les autres à se murer. Ainsi j'avais, en automne 1925, un lot de 61 Escargots peu nourris; le 17 novembre, deux seulement de ces animaux avaient formé leur gros épiphragme, alors que d'autres *Helix pomatia*, bien nourris, étaient en hibernation depuis une ou plusieurs semaines.

La température paraît aussi jouer son rôle. Selon GASPARD, l'*Helix pomatia* est capable de sécréter son gros épiphragme à des températures allant de 2° R. à 20° R. (2° 5 à 25° C), mais un brusque abaissement de la température, par exemple de 13° R. à 6° R. (16° 25 à 7° 5 C.) favorise beaucoup cette formation. KUNKEL (loc. cit., p. 103) observe un fait analogue. Le sommeil d'automne commence d'ailleurs plus tôt en altitude qu'en plaine (GASPARD [56], YUNG [109]).

Pourtant, il ne faudrait pas croire que l'influence de ces facteurs soit toujours immédiate. J'avais par exemple, en automne 1926, un lot de 80 Escargots non murés; plusieurs jours de gelée se sont produits avant le 15 octobre sans qu'il en résulte aucune formation d'épiphragme d'hiver; les deux premières sécrétions eurent lieu le 24 et le 29 octobre, alors que le temps était humide et chaud (15-20°) depuis le milieu du mois.

D'autre part, l'injection de divers sels de calcium, pratiquée en octobre, n'a pas déterminé la sécrétion d'un gros épiphragme. J'ai seulement remarqué que l'épiphragme membraneux sécrété dans la suite par les animaux injectés était plus riche en calcaire.

La formation du gros épiphragme est donc déterminée par un processus physiologique complexe, que

le froid, la nourriture, etc..., conditionnent sans doute, mais non de façon impérative.

Il faut remarquer que jamais cette formation n'a été observée à une saison autre que l'automne. J'ai moi-même essayé vainement de la provoquer au mois de juillet : des Escargots abondamment nourris, ou par surcroît injectés de sels calcaires, avaient été placés progressivement à des températures de plus en plus basses, puis mis un jour à $+4^{\circ}$, puis à -2° dans un réfrigérateur électrique. Après un séjour de 8 jours à -2° (21-29 juillet), aucun des Escargots n'avait formé de gros épiphragme.

Inversement, comme l'a déjà remarqué KUNKEL (loc. cit., p. 101), rien ne peut empêcher le sommeil à l'automne, ni la nourriture, ni l'humidité, ni la chaleur; tout au plus obtient-on un retard de quelques semaines.

Le processus physiologique qui détermine la formation du gros épiphragme résulte donc d'un rythme acquis, et n'est pas sous la dépendance de facteurs simples.

§ 2. — VIE RALENTIE. MOUVEMENTS MUSCULAIRES PENDANT L'HIBERNATION

La vie ralentie se caractérise à un premier examen par le retrait du corps et la diminution des mouvements cardiaques et pulmonaires. Elle s'accompagne également d'une interruption de la sécrétion de la coquille et de la régénération.

Cet ensemble de caractères indique clairement un métabolisme restreint que confirmeront les recherches physiologiques exposées plus bas.

Dans l'intérêt même des conclusions auxquelles donneront lieu ces recherches sur l'activité interne, il me paraît nécessaire de préciser ici jusqu'où va la diminution de l'activité apparente, c'est-à-dire des mouvements musculaires ⁽¹⁾.

Même en ne parlant que des espèces qui passent l'hiver entier derrière leur épiphragme, et dont le sommeil est, pourrait-on dire, le plus profond ⁽²⁾, il faut reconnaître que l'absence de mouvements n'est pas complète. On peut s'en rendre compte par deux indices, qui d'ailleurs s'éclairent l'un l'autre:

1° *Réaction du disque palléal*. — GASPARD, puis le D^r P. FISCHER, ont constaté que le disque palléal d'*Helix pomatia* demeurerait irritable ⁽³⁾ pendant l'hibernation; le D^r FISCHER remarquait avec raison que l'Escargot conserve ainsi une sensibilité plus grande que celle de certains Mammifères hibernants [43], p. 34. Mais LANG [71] ne semble pas partager cette opinion; d'après lui, l'*Helix pomatia* réagit de façon imperceptible aux attaques opératoires les plus énergiques.

Pour ma part, j'ai constaté chez *Helix pomatia* une sensibilité évidente du disque palléal depuis les premiers jusqu'aux derniers jours de l'hibernation. J'ajoute même que dans des cas de jeûne prolongé (un an ou davantage), j'ai observé sur *Leucochroa candidissima* une parfaite réaction aux excitants mécaniques.

Ces réactions au contact se traduisent par un léger recul de l'Escargot; le corps peut au contraire avancer

(1) Il ne sera pas question des mouvements du cœur et du poumon, dont les variations sont connues (LANG, CARDOT, SCHUURMANS, etc.).

(2) *Helix pomatia* est typique à ce point de vue.

(3) On sait que la sensibilité est sous la dépendance de conditions comme la température, etc. (Voir en particulier les recherches de JORDAN [62] et de MATISSE [76].

légèrement s'il est simplement mis en communication avec l'air par l'enlèvement de l'épiphragme.

2° *Retrait du corps dans la coquille.* — Au cours de la vie ralentie, le corps se retire de plus en plus dans la coquille. Ce fait, conséquence de la déshydratation, est si banal que les auteurs se bornent à le mentionner. Il implique pourtant une activité musculaire qu'il n'est pas superflu d'énoncer.

Je me suis rendu compte de ce fait en observant par transparence la limite de la chambre de l'épiphragme et du disque palléal, et en la notant à intervalles de temps réguliers par un trait à l'encre sur la



FIG. 12. — Retraits successifs du corps marqués sur la coquille (*Helix pomatia* L.).

coquille (fig. 12). J'ai observé par comparaison le retrait des bords du disque lors de mouvements musculaires indiscutables. Or, à la rapidité près, la façon dont les retraits du corps se succèdent est absolument la même dans les deux cas.

J'ajoute que chez *Helix pomatia* le disque palléal reste en contact avec la coquille par tout son pourtour, même dans les cas de déshydratation extrême. Si le retrait n'était pas musculaire, mais résultait uniquement d'une différence de volume, le disque palléal ne se comporterait pas autrement que le reste du corps et se réduirait dans toutes ses dimensions.

Cette action musculaire, bien que lente, n'est nullement négligeable; elle se produit quotidiennement pendant tout l'hiver. On s'explique ainsi pourquoi le disque palléal reste toujours irritable.

Dans ces conditions il serait invraisemblable que les oxydations cessent complètement à certains moments de l'hiver. C'est pourtant l'opinion de la plupart des auteurs; mais je montrerai plus bas que cette opinion est erronée, ou tout au moins très exagérée.

§ 3. — CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES DE LA VIE RALENTIE

Divers travaux physiologiques ont été effectués sur l'Escargot : la digestion, le sang, les pigments ont été l'objet de recherches approfondies.

Plusieurs auteurs ont comparé aussi la vie active et la vie ralentie, notamment en ce qui concerne les réserves hydrocarbonées et la respiration. Pourtant, malgré quelques bonnes recherches, ces comparaisons n'ont pas toujours donné lieu à des conclusions définitives. De plus, certains sujets de première importance, comme l'étude des teneurs en eau, ont été à peine effleurés.

Cette insuffisance de nos connaissances s'explique par le fait que dans chacun des domaines de comparaison un nombre considérable d'expériences serait nécessaire. Ainsi durant les six mois de non-hibernation, il y a en réalité une alternance de vie active et de vie ralentie; on ne peut donc se contenter d'opposer quelques mesures faites l'été dans des circonstances non précisées à d'autres mesures faites l'hiver.

À Pour ma part, je ne pouvais songer à étudier avec détail toutes les formes d'activité physiologique de

l'Escargot en hiver et en été. J'ai dû, pour le moment, limiter mon choix à l'étude de deux fonctions qui m'ont semblé particulièrement importantes au point de vue de la vie ralentie : la respiration et l'hydratation. Les résultats en seront exposés dans la seconde et la troisième parties de cet ouvrage.

En dehors de ces questions, j'ai fait quelques observations de détail qui peuvent prendre place dans le présent chapitre à titre de renseignements.

VOLUME DU SANG

Ainsi que je l'ai indiqué au début de ce paragraphe, le sang de l'Escargot a été l'objet de recherches approfondies, en particulier, ces dernières années, avec les travaux de P. PORTIER, M. DUVAL, Ch. DHÉRE et ses élèves.

Le point de congélation, étudié par divers auteurs et notamment par MARCEL DUVAL [37] ⁽¹⁾, n'est pas le même en hiver et en été; il varie peu en hiver. La teneur en eau du sang varie, elle aussi, dans de faibles limites, ainsi qu'on pourra le constater plus bas en lisant le résultat de mes dosages (p. 74).

Il m'a paru bon de préciser ici ce qui concerne la variation du volume total du sang. GASPARD indiquait comme chiffre moyen 1 gros 1/2 de sang, soit 3 gr., 7 ⁽²⁾ par Escargot.

KUNKEL a fait aussi quelques mesures et constaté que la quantité de sang, qui peut aller de 0 gr., 65 à 10 gr. par individu, augmente beaucoup lorsqu'on

(1) Voir aussi DAMBROVICEANU [22] et CLEMENTI [18].

(2) Les poids peuvent être convertis en volumes, car la densité du sang est très voisine de 1 : elle est de 1,003 à 1,023 d'après les mesures de KUNKEL (loc. cit., p. 205); 1,014 environ selon CARDOT et TROUSSIER [17], et, selon nos mesures, 1,013 en moyenne (voir tabl. 4).

hydrate les Escargots (loc. cit., p. 205 et 208). D'après le même auteur, le sang constituerait de 13 à 25 % des parties molles (p. 209). KUNKEL signale en outre la présence de corpuscules du mucus dans le sang (p. 209); ceci prouve simplement que du mucus a été mélangé au sang lors du prélèvement. CARDOT et TROUSSIER, utilisant des procédés précis, ont admis récemment que l'hémolymph constituait 14 ou 15 % des parties molles pendant l'hibernation, et 21 ou 22 % dans la vie active [17], p. 73.

J'ai constaté de mon côté que le volume du sang diminuait au cours de l'hibernation. Si la vie ralentie est prolongée expérimentalement, la diminution s'accroît encore et les Escargots deviennent parfois presque exsangues. On arrive alors à un pourcentage très inférieur à ceux dont il vient d'être question, ainsi qu'on le verra dans l'exemple suivant. Cet exemple concerne des Escargots munis de leur gros épiphragme d'hiver (je les appellerai, pour simplifier, des Escargots murés).

TABLEAU 3

Helix pomatia murés. Quantité de sang (26 juillet).

Poids des parties molles.	Quantité de sang.	Pourcentage moyen du sang par rapport aux parties molles (en poids).
10 gr. 67	0 gr. 95	5.27 %
7 gr. 80	0 gr. 80	
10 gr. 62	0 gr. 60	
10 gr. 44	0 gr. 40	
9 gr. 39	0 gr. 35	
10 gr. 11	0 gr. 25	
7 gr. 33	0 gr. 15	
66 gr. 36	3 gr. 50	

SUC DIGESTIF

On sait que la sécrétion de la glande digestive de l'Escargot se rassemble dans la partie antérieure du tube digestif, où on la trouve en quantité appréciable pendant toute l'hibernation et aussi lorsqu'on prolonge expérimentalement la vie ralentie jusqu'à la fin de juillet.

La quantité de ce liquide est loin d'être aussi considérable que, par exemple, celle du sang; elle atteint rarement 1 cm^3 ⁽¹⁾.

Pourtant, cette présence continuelle ne peut être négligée. C'est pourquoi, en collaboration avec M. MARCEL DUVAL, nous avons déterminé en 1927 [36] quelques-unes des propriétés physico-chimiques du suc digestif, qui jusqu'alors avait été étudié surtout au point de vue de son pigment, l'hélicorubine (recherches de KRÜKENBERG, DASTRE, DHÉRE et VEGEZZI en particulier), ou de ses propriétés digestives (YUNG, BIEDERMANN, BIERRY, GIAJA, SELIER).

Nos conclusions peuvent se résumer ainsi :

(1) Généralement ce chiffre n'est atteint ou dépassé que chez les Escargots en digestion. La quantité moyenne de suc digestif, en hiver, est de l'ordre de $0 \text{ cm}^3, 2$ par individu.

TABL. 4. — Quelques propriétés physico-chimiques du suc digestif et du sang d'*Helix pomatia* (janvier-février).

	Méthode.	Suc digestif,	Sang.
Substances solides (dissoutes ou en suspension).	Etuve à 110°.	9,43 à 23,71 % (Moyenne 22 %).	2,10 à 4,28 %
Indice de réfraction à 22°.	Réfractomètre d'Abbe.	Moyenne 1,3790 (Eau : 1,3329).	Moyenne 1,3390
Densité à 22°	Méthode du flacon.	1,078 à 1,086.	Moyenne 1,013.
Point de congélation.	Thermomètre Baudin.	— 0°,37 et — 0°,38.	— 0°,39.
Teneur en Na Cl (1).	NO ³ Ag.	4 gr. 11 %	5 gr. 13 %
Tension superficielle à 21°.	Compte-gouttes de Duclaux (le nombre de gouttes est divisé par la densité).	65 à 69 dynes par cm. (Eau : 72,4).	
pH.	Electrométrique.	5,5 à 6,0.	7,8.
CO ² dégagé.		1,5 % (presque entièrement à l'état libre).	45 à 60 % (sous forme de bicarbonates).

En outre, la résistance à l'acidification (pouvoir tampon) est beaucoup plus grande pour le suc digestif,

(1) Une seule mesure.

très riche en matières organiques ⁽¹⁾, que pour le sang. On s'en rend compte par l'examen des courbes obtenues en mesurant à l'aide d'une double électrode de quinhydrone les réactions ioniques successives du

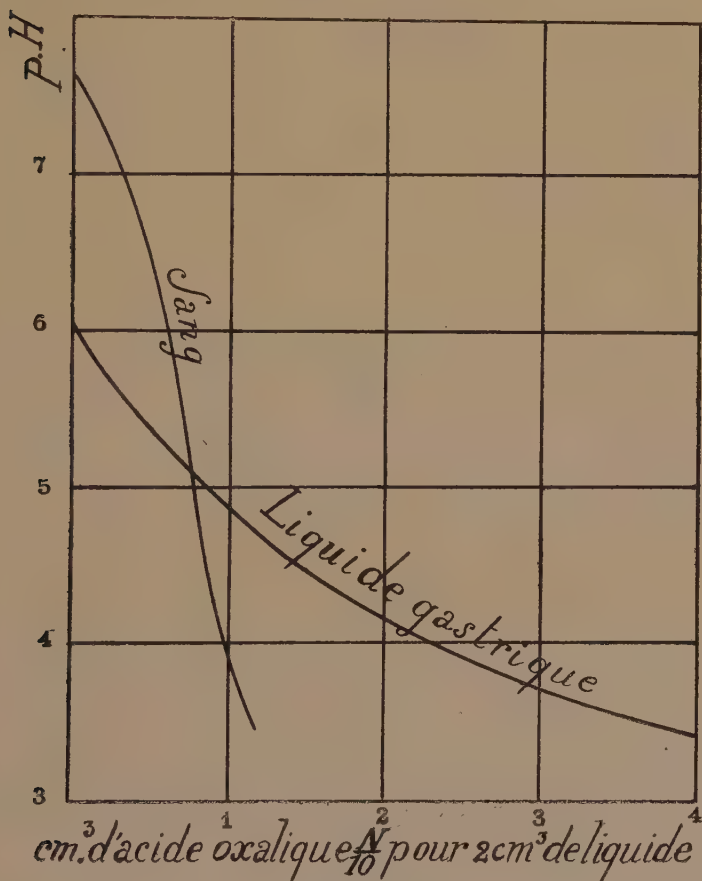


FIG. 13. — Pouvoir tampon du sang et du suc digestif d'*Helix pomatia* L.

(1) La matière organique est 10 fois plus abondante dans le suc digestif que dans le sang. On a même beaucoup de mal à la détruire par le permanganate lorsqu'on fait la recherche des chlorures. Le pouvoir tampon du sang, bien plus faible, est dû à la présence de carbonates.

sang ou du suc digestif additionnés de quantités croissantes d'acide oxalique (fig. 13).

La réaction acide du suc digestif ne pouvait m'étonner, car P. PORTIER et ses élèves ont constaté l'acidité du foie chez l'Escargot [35].

La teneur en substances solides est à souligner. Le suc digestif n'acquiert une grande richesse en eau que par suite de la digestion (voir p. 74, tabl. 34).

Notons que pendant l'hibernation le tube digestif est le plus souvent exempt de substances alimentaires. Mais ce fait n'est pas général : ayant disséqué de nombreux Escargots murés (donc, non nourris), j'ai constaté que la partie antérieure du tube digestif contenait parfois de grandes masses alimentaires ⁽¹⁾. On peut y voir en novembre et même en janvier des fragments végétaux dont la structure cellulaire, les grains de chlorophylle, etc..., sont intacts ou presque intacts.

(1) MOQUIN-TANDON [80], t. I, p. 60, a fait une remarque analogue pour des *Clausilla*.

CHAPITRE III

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU RÉVEIL

Au printemps, l'Escargot se débarrasse de son épiphragme (fig. 14) et entre en vie active. Ce réveil, comme d'ailleurs ceux qui se produisent en d'autres



FIG. 14. — *Helix pomatia* L. repoussant son épiphragme lors du réveil.

saisons ⁽¹⁾, semble être sous la dépendance de conditions climatiques. L'influence des plus importantes de ces conditions (température et humidité) a été souvent constatée mais, comme nous le verrons, d'autres influences peuvent également intervenir.

Précisons par quelques expériences le rôle de ces conditions externes dans le réveil.

§ 1^{er}. — INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE

Le réveil printanier se produit à une température de 10-12° R (12°5 à 15° C) selon SPALLANZANI et GAS-

(1) Et même en hiver chez certaines espèces et en certains lieux,

PARD, et sa date varie selon les conditions de l'année et du lieu (GASPARD). La température influe certainement sur le réveil. Pourtant, YUNG [109] fait observer que dans la nature l'*Helix pomatia* ne se réveille jamais en février, même s'il fait chaud et humide.

L'Escargot échapperait-il à ce moment à l'action de la chaleur ? Je ne le crois pas. Il faut se rappeler qu'il est alors enfoui, et que la température du sol dans lequel il se trouve ne varie que très progressivement. Si l'on observe au laboratoire des animaux non enfouis, qui subissent directement les variations de la température, on constate qu'ils peuvent se réveiller à n'importe quel moment de leur hibernation sous l'influence de ce facteur. En voici un exemple : il y eut, au début de décembre 1925, succédant à un froid très vif et sec, une période de chaleur humide, très ensoleillée; c'étaient en quelque sorte des conditions printanières réalisées au cours de l'hiver. Cette circonstance a provoqué trois réveils dans un lot de 15 Escargots murés que je gardais au laboratoire. J'ai fait aux mois de janvier, février et mars des constatations analogues (1).

L'influence de la température peut être plus ou moins forte selon la saison, mais on voit qu'elle ne cesse pas de s'exercer.

Pour que le réveil puisse se produire, il est nécessaire que la température ne soit pas inférieure à un certain minimum : 10 à 12° R (12°5 à 15° C) selon GASPARD, pour *Helix pomatia*. Mais GASPARD précise qu'au printemps ce minimum peut être abaissé jusqu'à 8° R par exemple (10° C). A cette saison, j'ai

(1) D'autre part, M^{lle} BELLION [7], p. 36, dit avoir pu maintenir les Escargots en vie active pendant tout l'hiver par l'humidité à 18-20°.

moi-même constaté le réveil de plusieurs *Helix aspersa* à une température de 5°5.

A des températures plus basses, le réveil est impossible. Il en résulte que si l'on pouvait prolonger les conditions hivernales de température pendant la belle saison, le réveil des Escargots ne se produirait pas. C'était sans doute l'opinion de GASPARD qui, ne pouvant disposer à cette époque d'une température constamment très basse, était néanmoins parvenu à retarder parfois le réveil jusqu'aux mois de mai et juin en mettant les animaux dans une grotte à la température constante de 8° R (10° C).

J'ai complété les expériences de GASPARD en plaçant environ 150 Escargots murés dans un réfrigérateur électrique fonctionnant continuellement à une température de — 2° à — 4°5. A la fin de juillet, presque tous les Escargots étaient vivants, mais aucun ne s'était réveillé (1).

§ 2. — INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ

A. — *L'humidité favorise beaucoup le réveil.* — Cette influence, bien connue dans la nature (pluie, rosée), a été constatée expérimentalement par GASPARD et nombre de ses successeurs. Si l'on veut réveiller les Escargots, murés ou non, il suffit de les immerger ou de les placer simplement dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, à condition que la température soit suffisante.

Le réveil peut être ainsi provoqué à n'importe quel

(1) Les animaux ont été placés alors à + 18° ou 20°. Un certain nombre de réveils ont eu lieu (29 juillet-11 août), mais les trois quarts des Escargots sont restés en vie ralentie.

moment de l'année, et aussi bien lorsque les animaux sont en vie ralentie depuis longtemps. Chez un *Leucochroa candidissima* en vie ralentie depuis trois ans, j'ai obtenu le réveil au bout de quinze minutes seulement d'immersion.

D'après mes expériences, le réveil n'est pas beaucoup plus rapide dans l'eau que dans la vapeur d'eau, à température égale; mais il demande plus de temps en hiver qu'en été : cinq minutes peuvent suffire au mois d'août; en hiver, à la même température et pour des animaux comparables (non murés), une heure ou deux au moins sont nécessaires. Enfin, à conditions égales, le réveil est plus rapide chez les Escargots à épiphragme mince que chez ceux ayant leur gros épiphragme, et plus rapide encore s'il n'y a aucun épiphragme.

Outre cette influence directe, l'humidité peut encore favoriser le réveil en abîmant ou en détruisant l'épiphragme muqueux par dissolution du calcaire : si l'on place quelques gouttes d'eau sur un épiphragme muqueux assez riche en calcaire, et si au bout de quelque temps on les absorbe avec du papier Joseph, on constate que l'emplacement de ces gouttes d'eau est devenu transparent comme une vitre; toutes les sphérolithes ont disparu; la tache calcaire correspondant au pneumostome est détruite par l'eau en dix minutes ou 1/4 d'heure, donnant un orifice circulaire qui met la chambre de l'épiphragme en communication directe avec l'air. De plus, les modifications apportées par la dissolution du calcaire peuvent provoquer la déchirure spontanée de la pellicule muqueuse. Dans la nature, la pluie et la rosée ont certainement des conséquences analogues.

Le gros épiphragme échappe, grâce à son épais-

seur, à cette action destructrice de l'eau, qui ne contribue pas même à le décoller de la coquille.

B. — *L'humidité n'est pas un facteur nécessaire du réveil.* — RAPHAËL DUBOIS [34], 1900, a fait l'expérience suivante : des Escargots, placés pendant dix jours dans un courant d'air desséché ne se réveillent pas; soumis ensuite à un courant d'air humide, ils se réveillent tous en vingt-quatre heures. D'autres expériences, dans des enceintes à dessiccateurs, ont donné à R. DUBOIS et à son élève M^{lle} BELLION [7] des résultats analogues.

Mais il ne faudrait pas en conclure que l'humidité soit un facteur nécessaire : en reprenant ces expériences j'ai obtenu, surtout au printemps, de fréquents



FIG. 15. — Dispositif pour le réveil des Escargots dans un courant d'air.
En A : aspiration.

réveils en atmosphère rigoureusement desséchée, dans les cloches à dessiccateur (CaCl_2 ou SO_4H_2 renouvelés), traversées ou non par un courant d'air (fig. 15) (1).

(1) Voir P.-H. FISCHER [47]. A. DE WAELE [105], p. 448, a fait depuis une constatation analogue.

Certains de ces réveils n'étaient pas dûs à la température plus qu'à l'humidité. D'autres facteurs physiques entrent forcément en jeu, et mon attention a été attirée par les deux seules conditions qui aient varié dans ces expériences : le renouvellement de l'air et l'air confiné, ou, si l'on préfère, la composition et la tension des gaz de l'air.

§ 3. — INFLUENCE DE LA TENSION D'OXYGÈNE

GASPARD a constaté que les Escargots placés dans une enceinte confinée se réveillaient plus facilement qu'à l'air libre, même lorsque le milieu était très sec; il disait d'ailleurs ne pouvoir en donner d'explication plausible. Pour M^{me} BELLION, ce réveil « est dû certainement à ce que l'atmosphère de la cloche où les Escargots sont confinés devient humide par suite de la vapeur d'eau qu'ils émettent » (loc. cit, p. 35).

Cette explication ne peut plus être valable si le réveil se produit malgré la présence d'un dessiccateur. Or, c'est justement ce que nous avons observé. Voici par exemple une de nos expériences, portant sur des Escargots murés, bien comparables (22 mars).

TABLEAU 5

Réveil d'*Helix pomatia* en atmosphère confinée.

	Nombre d'animaux	Nombre de réveils au bout de 11 jours
Atmosphère libre.....	3	aucun.
Atmosphère confinée :		
sans dessiccateur.	3	2 (4 ^e et 5 ^e jour).
avec dessiccateur.	3	2 (3 ^e et 6 ^e jour).

Il y a donc bien une action de l'air confiné, indépendamment de l'humidité. A quoi peut être attribuée cette action ? Evidemment à la différence de composition des gaz par suite de la respiration de l'animal, c'est-à-dire à l'enrichissement en CO^2 ou à la moindre tension de l'oxygène.

Examinons séparément les actions possibles du gaz carbonique et de l'oxygène.

1° *Le gaz carbonique ne provoque pas le réveil.* — Plusieurs expériences m'ont prouvé que les réveils observés dans l'air confiné n'étaient pas dus au gaz carbonique.

J'ai empêché l'accumulation du CO^2 en plaçant dans l'enceinte des papiers imbibés de lessive de soude ; les Escargots se sont réveillés au moins autant que dans les enceintes témoins où le CO^2 pouvait s'accumuler librement.

J'ai placé aussi des Escargots dans une atmosphère contenant 10 % de gaz carbonique ; ils ne se sont pas réveillés. Les témoins se réveillaient au contraire, placés dans de l'air ordinaire avec du papier à la soude pour absorber le CO^2 .

Ces expériences montrent bien que le CO^2 n'est pas en cause. Ce gaz ne provoque la sortie de l'Escargot que s'il est offert en doses massives, ou pur ⁽¹⁾. Mais dans ce cas d'autres considérations entrent en jeu, comme nous allons le voir dans quelques lignes.

2° *Action de la tension d'oxygène.* — Nous avons vu combien le réveil est facile dans les expériences

(1) Dans ces conditions, DE WAELE [105], p. 451, a constaté que le réveil par l'anhydride carbonique était accéléré en milieu humide et ralenti en atmosphère sèche.

où le CO_2 émis est absorbé par de la lessive de soude. Dans ces expériences, il se produit forcément une dépression.

Nous avons vu également que le renouvellement de l'air pouvait provoquer le réveil (ma note de 1925 [47], p. 1187-8, relate quelques-unes de ces expériences). Or, le renouvellement d'air par aspiration s'accompagne, lui aussi, d'une dépression.

La dépression, qui signifie une diminution de la tension d'oxygène, agit-elle sur le réveil ?

J'ai soumis des Escargots à des dépressions variées, en juillet et en novembre, et j'ai constaté une action évidente sur le réveil, que la surpression, par contre, ne semble pas favoriser.

J'ai fait d'autres constatations : l'oxygène pur ne semble pas activer le réveil. Le réveil se produit au contraire sous l'influence d'un séjour dans l'azote ou dans le gaz carbonique pur, c'est-à-dire lorsque la tension d'oxygène est nulle.

Il résulte de l'ensemble de ces faits que la diminution de la tension d'oxygène provoque le réveil.

§ 4. — INFLUENCE DE LA LUMIÈRE

J'ai signalé en 1925 (loc. cit.) l'influence de la lumière sur le réveil. Après l'avoir observée maintes fois, je l'ai vérifiée systématiquement en plaçant à la lumière, à la pénombre et à l'obscurité, les autres conditions étant égales, trois lots d'Escargots murés comparables. Les réveils ont été beaucoup plus nombreux à la lumière (1^{er}-21 mars).

TABLEAU 6. — Influence de la lumière sur le réveil.

	Nombre d'Escargots	Nombre de réveils après 20 jours
Obscurité	22	1
Pénombre	18	7
Lumière	9	8

Comme contre-épreuve, j'ai mis à la lumière trois Escargots du lot placé antérieurement à l'obscurité. Au bout de deux jours ils étaient tous trois réveillés, tandis que leurs témoins à l'obscurité restaient en vie ralentie (1).

La lumière favorise donc beaucoup le réveil de l'Escargot (2). Ce résultat doit être rapproché des observations de G. BOHN [15], p. 22, sur les Littorines exondées : la lumière a sur ces animaux « une action d'autant plus excitante [qu'ils viennent de sortir], sous l'influence de l'hydratation, d'une période plus longue de vie confinée ».

Bien d'autres facteurs m'ont paru influencer également sur le réveil : contact avec les parties molles, chocs légers sur la coquille, corps odorants, gaz toxiques, etc., le provoquent; l'injection de corps comme le glucose (compte tenu de la question contact) le favorise.

La température et l'humidité ne sont donc pas, à beaucoup près, les seuls facteurs déterminant le réveil.

(1) A l'obscurité, les réveils sont très rares. Ils peuvent se produire soit par l'humidité, soit même dans un courant d'air sec (la cloche d'expérience et ses tubulures étant complètement entourées de papier noir).

(2) Les recherches récentes de H. BARTHÉLEMY [4], 1930, ont montré qu'il en était de même chez la Grenouille.

DEUXIÈME PARTIE

LES VARIATIONS DE LA TENEUR EN EAU

Comme tous les êtres vivants, les Escargots rejettent de la vapeur d'eau provenant de leurs combustions. Ils peuvent aussi incorporer à leurs tissus, ou au contraire abandonner par une sorte d'évaporation, des quantités d'eau plus ou moins grandes. Leur teneur en eau est donc variable.

ALFRED GIARD [58] avait pressenti l'importance de l'eau dans l'activité des organismes, et les recherches qui ont été faites depuis ont confirmé que la déshydratation des tissus allait de pair avec une diminution de l'activité vitale (*anhydrobiose*).

On trouve même des organismes chez lesquels la déshydratation peut être extrême, la vie étant alors suspendue, mais non détruite. On sait que ce fait existe non seulement dans le cas des graines ou de certaines plantes, mais aussi chez différents animaux.

Dans quelle mesure varie la teneur en eau chez l'Escargot ? Quelles sont les influences pouvant

s'exercer sur cette variation ? Jusqu'à quelle limite de déshydratation la vie est-elle possible ? Nous allons essayer de répondre à ces questions, amorcées par GIARD qui, dès 1894, écrivait à propos des Mollusques terrestres : « Peut-être n'a-t-on pas assez tenu compte du rôle que joue la déshydratation dans le sommeil hivernal de beaucoup d'animaux de notre région. » ⁽¹⁾

(1) J'ajoute que l'hydratation a également un grand intérêt en ce qui concerne les tropismes. Ainsi, G. BOHN a montré que le sens du phototropisme variait avec l'hydratation [14 et 15].

INTRODUCTION

Avant d'aborder cette étude, je pense qu'il est bon d'indiquer par quelques exemples l'ordre de grandeur du poids et du volume des Escargots, ainsi que le rapport entre le poids de la coquille et le poids total.

POIDS DES ESCARGOTS. — Les *Helix pomatia* récoltés à l'automne ont des poids échelonnés le plus souvent entre 9 et 32 gr., et surtout entre 17 et 23 gr.; 20 gr. est un poids très courant. Dans le commerce, où l'on range les Escargots par catégories selon leur poids, on admet qu'ils pèsent de 12 à 26 kg. le mille. Les coquilles pèsent généralement de 3 à 7 gr.

L'*Helix aspersa* pèse de 3 à 11 gr., sa coquille de 1 à 2 gr. Le poids moyen calculé sur 32 individus des environs de Paris s'est trouvé de 6 gr. par individu.

VOLUME DES ESCARGOTS. — Il n'est pas indifférent de connaître le volume des Escargots. Je serai amené à en tenir compte, par exemple dans mes expériences de respiration. Ce volume n'est d'ailleurs pas facile à déterminer avec précision.

Si l'animal est retiré derrière son épiphragme d'hiver, il laisse entre son corps et son épiphragme une chambre à air dont le volume ne peut être connu lorsqu'on doit garder intact l'épiphragme. J'ai mesuré le volume de cette chambre, qui est en moyenne de 5 cm³ par animal de 20 gr. à la fin de l'hibernation.

Si l'animal n'a pas d'épiphragme, la même cause

d'erreur se manifeste d'une autre façon : le retrait du corps varie avec les mouvements musculaires, et la quantité d'air enfermée dans le poumon n'est pas toujours la même. — De toutes façons, la mesure volumétrique doit être effectuée très rapidement, car elle se fait dans l'eau, et l'on sait que les tissus peuvent s'im-
biber rapidement.

Voici quelques mesures, concernant *Helix pomatia*.

TABLEAU 7. — *Helix pomatia* (murés).

DATE	DÉSIGNATION	POIDS	VOLUME (1)	DENSITÉ (1)
14 janvier.	4 individ. ensemble	75 g. 95	78 cm ³	0,96
8 mars...	Escargot A	19,56	19,8	0,99
8 mars...	Escargot B	18,12	17,0	1,12

TABLEAU 8. — *Helix pomatia* (non murés) à jeun.

8 mars...	Escargot A	19,27	15,4	1,25
8 mars...	Escargot B	17,72	15,2	1,16
8 mars...	Escargot C	23,31	20,5	1,14
16 juillet..	Escargot D	13,05	13,1	0,996
16 juillet..	Escargot E	11,11	9,2	1,21
16 juillet..	Escargot F	11,70	11,0	1,06

Les individus A et B du tableau 8 sont les mêmes que ceux du tableau 7 : aussitôt après la première mesure, leurs épiphragmes ont été enlevés et une seconde mesure a été faite.

Il résulte de ces mesures que l'on peut considérer la densité globale de l'Escargot, *coquille comprise*, comme un peu supérieure à l'unité. Les parties molles sont naturellement moins denses.

A titre de comparaison, indiquons que la densité de

(1) Chambre à air comprise.

divers Limaciens, mesurée par KUNKEL (loc. cit., p. 200) oscille entre 1,015 et 1,194. Les tissus des Limaciens sembleraient être plus denses que ceux de l'Escargot; on se l'explique facilement, rien qu'en pensant aux téguments qui, très épais chez les Limaces, jouent à certains égards un rôle analogue à celui de la coquille.

Poids de la coquille par rapport au poids total. — Quelques tableaux vont nous l'indiquer pour *Helix pomatia* et *Helix aspersa*, murés ou non, à différents moments de l'année, ainsi que pour *Leucochroa candidissima*.

TABLEAU 9. — *Helix pomatia* (murés).

	PARTIES DURES, Coquille et épiphragme ensemble		PARTIES MOLLES	
	Pourcentages Moyenne		Pourcentages Moyenne	
20 décembre...	24,915 %	} 26,050 %	75,085 %	} 73,950 %
23 décembre...	26,917		73,083	
24 décembre...	27,368		72,632	
31 décembre...	25,884		74,116	
28 février.....	28,8 (1)	} 27,752 %	71,2 (1)	} 72,248 %
5 mars.....	23,876		76,124	
5 mars.....	28,101		71,899	
18 mars.....	26,037		73,963	
11 juillet.....	29,110 %	} 31,637 %	70,890 %	} 68,363 %
26 juillet.....	34,186		65,814	
26 juillet.....	36,890		63,110	
26 juillet.....	30,771		69,229	
26 juillet.....	34,098 %		65,902	
26 juillet.....	33,928		66,072	
26 juillet.....	28,578		71,422	
26 juillet.....	25,535		74,465	

(1) 5 Escargots ensemble.

TABLEAU 10. — *Helix pomatia* (non murés, à jeun).

	PARTIES DURES coquille et épiphragme ensemble		PARTIES MOLLES
	Pourcentages Moyenne		Pourcentages Moyenne
7 juin.....	31,910 %	} 33,872 %	68,090 %
5 juillet.....	31,572		68,428
28 juillet.....	30,796		69,204
28 juillet.....	41,211		58,789
			} 66,128 %

TABLEAU 11. — *Helix aspersa* (non murés, à jeun).

4 mars.....	27,188 %	72,812 %
4 mars.....	20,485	79,515
7 juin.....	40,483	59,517

TABLEAU 12

Leucochroa candidissima (depuis longtemps à jeun).

5 mars.....	74,451 %	25,549 %
9 mars.....	79,714	20,286

Les variations que montrent ces divers tableaux m'ayant indiqué une inégale teneur en eau des Escargots, j'ai été amené à comparer le poids des parties dures, non plus au poids frais, mais au poids sec ⁽¹⁾ des parties molles. Cette comparaison m'a montré qu'il n'existe pas de rapport rigoureux entre le poids de la coquille et le poids du corps (tableaux 13 et suivants).

(1) Le procédé de dessiccation employé sera décrit plus bas (p. 60).

TABLEAU 13. — *Helix pomatia*.

POURCENTAGE APRÈS DESSICCATION	
Parties dures	Parties molles
63,303 %	36,697 %
63,792	36,208
66,238	33,762
69,897	30,103
71,372	28,628
72,51	27,49
73,454	26,546
75,38	24,62
81,475	18,525
Moyenne : 70,825	Moyenne : 29,175

TABLEAU 14. — *Helix aspersa*.

63,462 %	36,538 %
64,919	35,081
68,221	31,779
68,404	31,596
72,328	27,672
Moyenne : 67,467	Moyenne : 32,533

TABLEAU 15. — *Leucochroa candidissima*.

91,055 %	8,945 %
93,350	6,650

En somme, chez *Helix pomatia* et *Helix aspersa*, la coquille compte pour les $\frac{2}{3}$ ou les $\frac{3}{4}$ du poids total sec et pour $\frac{1}{4}$ environ du poids frais au début de l'hiver.

Il est évident qu'en ce qui concerne le poids frais (tableaux 9 à 12), les variations de la proportionnalité

dont il est question sont dues en grande partie à des variations de teneur en eau. Le simple examen des chiffres peut faire pressentir que les Escargots à jeun se déshydratent continuellement.

CHAPITRE PREMIER

DOSAGE DE L'EAU DES TISSUS

Le dosage de l'eau des tissus constitue évidemment une base expérimentale sans laquelle les questions étudiées ici ne pourraient être résolues.

En ce qui concerne l'Escargot, il est curieux de constater que ce genre de recherche a été presque totalement laissé de côté. A ma connaissance un seul auteur, M^{lle} BELLION, a effectué de véritables dosages comparatifs. Ces expériences mises à part, je ne trouve chez mes prédécesseurs que des données fragmentaires, souvent inexactes, dont voici l'énoncé : selon HARLESS [59], p. 154, le sang d'Escargot contiendrait 90,99 % d'eau, chiffre manifestement trop faible. D'après QUINTON [93], le sang total de 14 Escargots, dosé en août, donna 97,28 % d'eau, chiffre dont l'ordre de grandeur est conforme à celui de mes dosages. Le mucus des Pulmonés contient, selon KUNKEL [68, p. 8], de 88 à 99 % d'eau. Pour les autres tissus, je ne connais, en dehors des dosages de M^{lle} BELLION, que ceux effectués par OTTO HESSE [61] un an plus tard et dont les chiffres, singulièrement faibles, ne peuvent être pris en considération.

§ 1. — TECHNIQUE

La technique de M^{lle} BELLION était la suivante : « Les

tissus provenant de la dissection sont pesés, dilacérés, puis mis dans un dessiccateur à acide sulfurique où, à la température du laboratoire (18-20° C.), on réalise le vide à l'aide d'une trompe à eau; les tissus sont laissés dans le dessiccateur jusqu'à ce que leur poids devienne constant. La différence entre le poids initial et le poids final est considérée comme représentant le poids de l'eau contenue dans le tissu ainsi desséché. » [7], p. 45.

Appliquant cette méthode à des fragments de trois organes (foie, muscle du pied et glande de l'albumine), M^{lle} BELLION constata que la teneur en eau du foie et du pied diminuait au cours de l'hibernation, surtout au début ⁽¹⁾. Mais, d'après les courbes, il y aurait en somme augmentation de l'hydratation pendant les six premiers mois de l'année et diminution pendant les six derniers mois. Le pourcentage d'eau était environ de 59 à 75 % pour le foie, de 73 à 87 % pour le pied et de 52 à 74 % pour la glande de l'albumine. On verra que les teneurs obtenues dans mes expériences sont plus élevées, et les conclusions différentes.

Au procédé employé par M^{lle} BELLION, beaucoup de physiologistes préfèrent aujourd'hui la dessiccation par la chaleur. Il était donc indiqué de reprendre la question et de l'étendre à l'aide de ce dernier procédé.

DESSICCATION PAR LA CHALEUR. — MODE OPÉRATOIRE.

Mes expériences ont été conduites de la façon suivante : un fragment d'organe d'un seul Escargot ⁽²⁾

(1) Les chiffres obtenus pour la glande de l'albumine ne donnèrent pas de résultats cohérents.

(2) M^{lle} BELLION n'indique pas le nombre d'Escargots sur lequel elle opérait, mais elle emploie le pluriel. Il est préférable d'utiliser un seul Escargot si l'on veut éviter toute évaporation.

était prélevé rapidement, en évitant tout contact avec les liquides organiques et en s'abstenant soigneusement de respirer dans la direction de l'animal; la dissection était pratiquée selon le procédé indiqué par HENRI FISCHER [41].

Le fragment était placé immédiatement et sans dilacération ⁽¹⁾ dans un flacon taré à bouchon rodé, qui était fermé aussitôt. La quantité d'eau évaporée pendant ce temps très court était négligeable. Le flacon fermé contenant le tissu était alors pesé, puis placé, bouchon ouvert, à l'air puis dans une étuve à 45°, où la plus grande partie de l'eau s'évaporait. Ce premier temps s'impose : MAYER et PLANTEFOL [77] recommandent très justement de ne pas placer d'emblée le tissu à la température de 110° pour éviter l'entraînement trop intense des substances volatiles ou autres par la vapeur d'eau.

Au bout de 24 heures le flacon était placé, toujours débouché, dans une étuve à 110°. De temps en temps, il était rebouché et pesé avec les précautions nécessaires, puis remis débouché dans l'étuve, jusqu'à ce que le poids ne varie plus que de façon minime et lente, ce qui se produisait en général au bout de 48 heures de séjour dans l'étuve à 110°. Alors, l'eau pouvait être considérée comme évaporée.

Toutefois, il ne faut pas pousser trop loin cette expérience : si l'on continue à maintenir le fragment à 110°, on constate encore une lente baisse de poids, due cette fois non plus à l'évaporation de l'eau, mais à la carbonisation des tissus. Avec un peu d'habitude, il est facile de reconnaître le moment où l'expérience doit prendre fin.

Ce qui importe dans cette méthode, pour avoir des

(1) Voir p. 64.

chiffres comparables, c'est d'opérer toujours de la même façon et d'utiliser des fragments ayant sensiblement même poids et même surface d'évaporation. Mettons en relief cette nécessité.

PRÉCAUTIONS A PRENDRE DANS L'INTERPRÉTATION
DES RÉSULTATS

En appliquant cette méthode, je me suis rapidement rendu compte que les pourcentages obtenus pour de très petits fragments étaient sensiblement plus forts que ceux de fragments plus gros.

Prenons, par exemple, des fragments du muscle pédieux prélevés à une même saison sur divers Escargots et plaçons-les par ordre de poids croissants. Les chiffres obtenus sont les suivants :

TABLEAU 16

Date	Poids du fragment		Teneur en eau (pour- centage)
	frais	sec	
6 janvier.....	0 gr. 030	0 gr. 001	97,67 %
6 janvier.....	0 gr. 031	0 gr. 001	97,77
21 janvier.....	0 gr. 036	0 gr. 001	97,23
31 décembre.....	0 gr. 050	0 gr. 002	96,00
6 janvier.....	0 gr. 056	0 gr. 005	91,07
7 janvier.....	0 gr. 077	0 gr. 009	88,31
6 janvier.....	0 gr. 092	0 gr. 006	93,48
7 janvier.....	0 gr. 095	0 gr. 013	86,32
7 janvier.....	0 gr. 105	0 gr. 015	85,72
6 janvier.....	0 gr. 109	0 gr. 012	98,90
7 janvier.....	0 gr. 128	0 gr. 023	82,04
24 décembre.....	0 gr. 144	0 gr. 024	83,34
21 janvier.....	0 gr. 701	0 gr. 141	79,89

Il résulte de ces chiffres que, sauf deux exceptions (voir p. 84), la proportion d'eau extraite par la chaleur

est apparemment plus forte dans les petits fragments que dans les gros.

Cette cause d'erreur est-elle de nature à masquer les variations recherchées et à nous empêcher, par exemple, d'étudier les différences de teneur en eau dues à la saison ? Certainement non. Pour nous en rendre compte, prenons les chiffres concernant des fragments de poids comparables du muscle pédieux en décembre-janvier d'une part, en juillet d'autre part (Escargots à jeun). On aura le tableau suivant :

TABLEAU 17

Poids frais du fragment	Teneur en eau moyenne en déc.-janv.	Nom- bre de me- sures	Teneur moyenne en juillet	Nom- bre de me- sures
Moins de 0 gr. 04...	97,56 %	3	83,30 %	2
De 0 gr. 05 à 0 gr. 08..	91,79	3	85,14	1
De 0 gr. 09 à 0 gr. 11..	91,10	4	80,68	1
De 0 gr. 12 à 0 gr. 15..	82,69	2		
0 gr. 7	79,89	1		

Ce tableau montre que l'on peut obtenir les résultats cherchés, à condition de comparer entre eux les chiffres correspondant à des fragments de même poids. On pourra ainsi conclure, pour l'exemple ci-dessus, que le muscle pédieux de l'Escargot a perdu, en gros, de janvier à juillet, 1/10 de sa teneur en eau.

De plus, la cause d'erreur due à la taille des fragments n'existe pas sur toute l'échelle des dimensions. Déjà, dans les cas précédents, où le poids des fragments n'atteignait pas 1 gramme, la variation était forte surtout pour les fragments très petits; mais, prenons maintenant des animaux entiers, non dilacé-

rés, dont les parties molles pèsent de 3 à 15 grammes. Une grande partie de leur corps étant constitué par le muscle pédieux, leur teneur totale en eau sera suffisamment comparable à celle de ce muscle. Or, voici les résultats obtenus :

TABLEAU 18

	Date	Poids frais	Teneur en eau %
<i>Helix aspersa</i>	7 juin	3 gr. 612	83,07
—	juin	3 gr. 682	81,12
—	juin	4 gr. 556	82,40
<i>Helix pomatia</i>	5 juillet	6 gr. 256	84,06
—	11 juillet	7 gr. 412	79,33
—	7 juillet	14 gr. 353	81,81
—	7 juin	15 gr. 027	86,06

Les teneurs en eau indiquées dans ce tableau ne sont pas inférieures à celles obtenues pour des fragments de muscle pédieux à la même époque de l'année. On voit, en tous cas, que la cause d'erreur signalée plus haut n'intervient pas ici de façon sensible. En somme, cette perturbation s'applique surtout aux très petits fragments. Elle est à peine perceptible lorsqu'on utilise des fragments d'un poids supérieur à 0 gr., 050.

Il me semble probable que cette diminution exagérée du poids des très petits fragments soit due à ce que ces fragments s'offrent plus rapidement à la carbonisation.

On peut se demander s'il est utile de dilacérer dans la méthode employée ici. Je ne le pense pas : outre qu'il est bien difficile d'amener deux fragments de tissu au même point de dilacération, il est évident que les tissus dilacérés sont plus aptes, eux aussi, à subir

la carbonisation rapidement. Aussi, tous les chiffres que je donne dans ce mémoire sont-ils basés sur des tissus non dilacérés.

En résumé, la méthode de dessiccation par la chaleur nécessite les précautions suivantes :

1° Opérer toujours de la même façon pour avoir des résultats comparables;

2° Eviter d'employer de trop petits fragments d'organes, à cause de la carbonisation et du fait que plus un fragment est petit, plus l'erreur de pesée est grave;

3° Ne pas dilacérer les tissus, afin d'éviter la carbonisation.

CONTRE-ÉPREUVE DE LA MÉTHODE EMPLOYÉE

On peut vérifier dans une certaine mesure la précision de la méthode employée, au moins en ce qui concerne les liquides organiques, par la contre-épreuve suivante : prenons différents échantillons de sang ou de suc digestif, et mesurons pour chacun

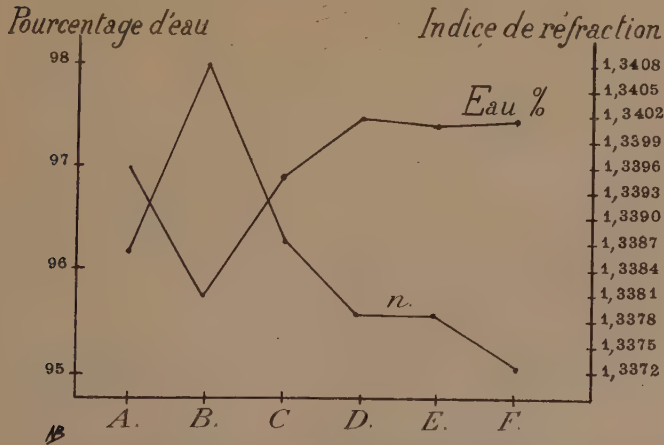


FIG. 16. — Sang d'*Helix pomatia* L.
Mesures de teneurs en eau et d'indices de réfraction comparées.
A, B, C, D, E, F, correspondent à diverses mesures.

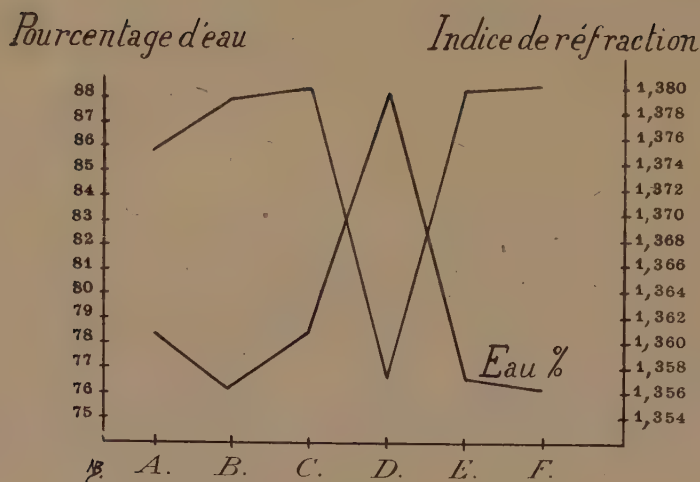


FIG. 17. — Suc digestif d'*Helix pomatia* L.
Mesures de teneurs en eau et d'indices de réfraction comparées.

d'eux d'une part la teneur en eau par notre méthode, d'autre part l'indice de réfraction à l'aide du réfractomètre d'Abbe; si les mesures sont exactes, il doit y avoir proportionnalité inverse entre les deux séries de chiffres. Or, c'est bien ce que l'on constate (fig. 16 et 17).

Cette contre-épreuve est très satisfaisante et montre que la méthode des poids secs, telle que nous l'avons employée, donne des garanties suffisantes de précision.

Nous sommes en mesure maintenant d'examiner les résultats obtenus par elle pour les parties molles totales et pour les différents organes.

§ 2. — TENEUR EN EAU DES PARTIES MOLLES TOTALES

Les parties molles totales, non dissociées, de divers animaux, ont été analysées à différentes époques de l'année :

TABLEAU 19. — *Helix pomatia* murés.

Date	Poids des parties molles		Teneur en eau (pourcentage)
	frais	sec	
24 déc. 1926.....	12 gr. 351	1 gr. 615	86,92 %
31 déc. 1926.....	12,058	1,596	86,77
5 mars 1930.....	12,673	2,178	82,81
18 mars 1926.....	15,729	3,175	79,81
11 juill. 1930.....	7,412	1,532	79,33

TABLEAU 20. — *Helix pomatia* non murés.

28 fév. 1926.....	18,746	2,637	85,93 %
7 juin 1926.....	14,353	2,611	81,81
7 juin 1926.....	15,027	2,090	86,09
5 juill. 1930.....	6,256	0,997	84,06

TABLEAU 21. — *Helix aspersa* non murés.

4 mars 1926.....	3,069	0,378	87,68 %
4 mars 1926.....	3,377	0,455	86,52
7 juin 1926.....	3,612	0,612	83,07
juin 1926.....	4,556	0,802	82,40
juin 1926.....	3,682	0,695	81,12

TABLEAU 22

Leucochroa candidissima. Récoltés en avril 1924
et maintenus à jeun depuis cette date.

Date	Poids des parties molles		Teneur en eau (pour- centage)
	frais	sec	
5 mars 1926...	0,362	0,089	75,41
9 mars 1926...	0,187	0,052	72,19

TABL. 23. — *Arion* (probablement *A. hortensis* Fér.)
récolté peu de jours avant l'analyse; chiffre donné
à titre documentaire ⁽¹⁾.

juin 1926.....	4,698	0,651	86,14
----------------	-------	-------	-------

De ces chiffres, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° Chez *Helix pomatia* muré, la teneur totale en eau diminue constamment de décembre à juillet. (On peut admettre ici que les tissus perdent en six mois environ 9 % de leur eau.) Chez *H. pomatia* non muré, il ne semble pas en être absolument de même. A une même époque de l'année, la teneur en eau est moindre chez *H. pomatia* muré que chez *H. pomatia* non muré.

2° Chez *Helix aspersa* (non muré), la baisse de la teneur en eau est régulière et plus accentuée encore que chez *Helix pomatia* muré (5 à 6 % en trois mois).

3° Chez des *Leucochroa candidissima* maintenus à jeun depuis 23 mois au moins, la teneur en eau est faible.

(1) Selon BEZOLD [10], p. 487, la teneur en eau moyenne serait de 86,84 % chez *Arion empiricorum* et de 82,07 % chez *Limax maximus*.

§ 3. — TENEUR EN EAU DES DIFFÉRENTS ORGANES

Nous donnons d'abord en bloc les tableaux des mesures correspondant aux divers organes ou liquides organiques d'*Helix pomatia*. Ensuite seulement nous interpréterons ces données.

Sauf indication contraire, chacun des chiffres suivants a trait à un seul Escargot, muré au moment du prélèvement, non nourri, et placé précédemment à la température du laboratoire (18-22°).

TABL. 24. — MUSCLE PÉDIEUX

Date	Poids		Teneur en eau %	Obser- vations
	frais	sec		
24 décembre.....	0 gr. 144	0 gr. 024	83,34	
31 décembre.....	0 gr. 050	0 gr. 002	96,00	
6 janvier.....	0 gr. 030	0 gr. 001	97,67	
6 janvier.....	0 gr. 031	0 gr. 001	97,77	
6 janvier.....	0 gr. 056	0 gr. 005	91,07	
6 janvier.....	0 gr. 092	0 gr. 006	93,48	
6 janvier.....	0 gr. 109	0 gr. 012	98,90	
7 janvier.....	0 gr. 077	0 gr. 009	88,31	
7 janvier.....	0 gr. 095	0 gr. 013	86,32	
7 janvier.....	0 gr. 105	0 gr. 015	85,72	
7 janvier.....	0 gr. 128	0 gr. 023	82,04	
21 janvier.....	0 gr. 036	0 gr. 001	97,23	
21 janvier.....	0 gr. 701	0 gr. 141	79,89	
5 juillet.....	0 gr. 022	0 gr. 002	91,59	non muré
5 juillet.....	0 gr. 103	0 gr. 020	80,68	non muré
11 juillet.....	0 gr. 074	0 gr. 011	85,14	muré
11 juillet.....	0 gr. 008	0 gr. 002	75,00	muré

TABL. 25. — BOURRELET PALLÉAL

Date	Poids		Teneur en eau %	Obser- vations
	frais	sec		
24 décembre.....	0 gr. 094	0 gr. 015	84,04	non muré muré
31 décembre.....	0 gr. 094	0 gr. 007	92,56	
21 janvier.....	0 gr. 105	0 gr. 019	81,91	
5 juillet.....	0 gr. 071	0 gr. 014	79,72	
11 juillet.....	0 gr. 029	0 gr. 009	68,97	

TABL. 26. — FOIE

23 décembre.....	0 gr. 302	0 gr. 067	77,78	non muré muré
31 décembre.....	0 gr. 195	0 gr. 046	76,41	
6 janvier.....	0 gr. 064	0 gr. 011	82,82	
6 janvier.....	0 gr. 080	0 gr. 011	86,25	
6 janvier.....	0 gr. 092	0 gr. 014	84,78	
6 janvier.....	0 gr. 135	0 gr. 025	81,48	
6 janvier.....	0 gr. 136	0 gr. 021	84,56	
6 janvier.....	0 gr. 141	0 gr. 025	82,27	
7 janvier.....	0 gr. 074	0 gr. 009	87,84	
7 janvier.....	0 gr. 087	0 gr. 018	79,31	
7 janvier.....	0 gr. 098	0 gr. 020	79,59	
7 janvier.....	0 gr. 134	0 gr. 023	82,84	
5 juillet.....	0 gr. 064	0 gr. 013	78,91	
11 juillet.....	0 gr. 054	0 gr. 014	74,07	

TABL. 27. — GLANDES SALIVAIRES

4 janvier.....	0 gr. 062	0 gr. 007	88,71	non muré muré
4 janvier.....	0 gr. 063	0 gr. 007	88,89	
4 janvier.....	0 gr. 068	0 gr. 010	85,30	
4 janvier.....	0 gr. 070	0 gr. 009	87,15	
4 janvier.....	0 gr. 073	0 gr. 012	83,56	
4 janvier.....	0 gr. 075	0 gr. 009	88,00	
4 janvier.....	0 gr. 084	0 gr. 014	83,34	
4 janvier.....	0 gr. 087	0 gr. 015	82,76	
4 janvier.....	0 gr. 096	0 gr. 015	84,38	
5 juillet.....	0 gr. 030	0 gr. 006	80,00	
11 juillet.....	0 gr. 047	0 gr. 009	81,48	

TABL. 28. — PAROI DU JABOT

Date	Poids		Teneur en eau %	Obser- vations
	frais	sec		
11 juillet.....	0 gr. 075	0 gr. 020	72,85	muré

TABL. 29. — REIN

20 décembre.....	0 gr. 576	0 gr. 139	75,87	non muré muré
23 décembre.....	0 gr. 275	0 gr. 109	60,39	
24 décembre.....	0 gr. 230	0 gr. 059	82,13	
31 décembre.....	0 gr. 347	0 gr. 080	76,95	
15 janvier.....	0 gr. 378	0 gr. 115	69,58	
15 janvier.....	0 gr. 402	0 gr. 103	74,78	
15 janvier.....	0 gr. 459	0 gr. 132	71,24	
15 janvier.....	0 gr. 486	0 gr. 135	72,22	
15 janvier.....	0 gr. 527	0 gr. 150	76,54	
15 janvier.....	0 gr. 532	0 gr. 142	73,31	
16 janvier.....	0 gr. 351	0 gr. 085	75,78	
16 janvier.....	0 gr. 368	0 gr. 091	75,27	
16 janvier.....	0 gr. 375	0 gr. 069	81,60	
16 janvier.....	0 gr. 418	0 gr. 101	75,25	
5 mars.....	0 gr. 150	0 gr. 044	70,67	
5 mars.....	0 gr. 086	0 gr. 009	89,54	
5 mars.....	0 gr. 088	0 gr. 018	79,55	
5 juillet.....	0 gr. 094	0 gr. 031	67,20	
11 juillet.....	0 gr. 045	0 gr. 013	70,33	

TABL. 30. — GLANDE DE L'ALBUMINE

Date	Poids		Teneur en eau %	Observations
	frais	sec		
20 décembre.....	0 gr. 167	0 gr. 034	79,64	muré
23 décembre.....	0 gr. 101	0 gr. 023	77,23	
24 décembre.....	0 gr. 095	0 gr. 015	84,11	
31 décembre.....	0 gr. 070	0 gr. 010	85,72	
18 janvier.....	0 gr. 127	0 gr. 025	80,32	
18 janvier.....	0 gr. 140	0 gr. 025	82,14	
18 janvier.....	0 gr. 369	0 gr. 120	67,48	
18 janvier.....	0 gr. 433	0 gr. 172	60,28	
18 janvier.....	0 gr. 469	0 gr. 184	60,77	
21 janvier.....	0 gr. 067	0 gr. 009	86,57	
21 janvier.....	0 gr. 096	0 gr. 019	80,21	
21 janvier.....	0 gr. 539	0 gr. 223	58,63	
11 juillet.....	0 gr. 036	0 gr. 011	69,45	

TABL. 31. — CANAL GODRONÉ

15 janvier.....	0 gr. 073	0 gr. 009	87,67	non muré
15 janvier.....	0 gr. 073	0 gr. 008	89,04	
15 janvier.....	0 gr. 157	0 gr. 025	84,08	
15 janvier.....	0 gr. 175	0 gr. 025	85,71	
15 janvier.....	0 gr. 184	0 gr. 034	81,53	
15 janvier.....	0 gr. 192	0 gr. 039	79,69	
15 janvier.....	0 gr. 198	0 gr. 028	85,86	
15 janvier.....	0 gr. 249	0 gr. 050	79,92	
15 janvier.....	0 gr. 340	0 gr. 074	78,24	
15 janvier.....	0 gr. 361	0 gr. 076	78,95	
5 juillet.....	0 gr. 078	0 gr. 010	87,18	
11 juillet.....	0 gr. 058	0 gr. 017	70,69	

TABL. 32. — POCHE DU DARD

Date	Poids		Teneur en eau %	Observations
	frais	sec		
18 janvier.....	0 gr. 120	0 gr. 020	83,34	
18 janvier.....	0 gr. 125	0 gr. 023	81,60	
18 janvier.....	0 gr. 141	0 gr. 019	86,52	
18 janvier.....	0 gr. 160	0 gr. 029	81,88	
18 janvier.....	0 gr. 232	0 gr. 041	82,33	
21 janvier.....	0 gr. 126	0 gr. 019	84,92	
21 janvier.....	0 gr. 140	0 gr. 023	83,58	
21 janvier.....	0 gr. 145	0 gr. 024	83,85	
5 juillet.....	0 gr. 094	0 gr. 0045 (1)	95,24	non muré
11 juillet.....	0 gr. 101	0 gr. 026	74,38	muré

TABL. 33. — GLANDES MULTIFIDES

5 juillet.....	0 gr. 090	0 gr. 006	93,35	non muré
11 juillet.....	0 gr. 085	0 gr. 023	70,81	muré

TABL. 34. — SUC DIGESTIF

Date	Poids		Teneur en eau %	Observations
	frais	sec		
17 janvier.....	0 gr. 468	0 gr. 072	84,62	5 Escargots ensemble
19 janvier.....	0 gr. 876	0 gr. 204	76,71	
21 janvier.....	0 gr. 159	0 gr. 015	90,57	
21 janvier.....	0 gr. 422	0 gr. 089	78,91	
21 janvier.....	0 gr. 635	0 gr. 092	85,52	
25 janvier.....	1 gr. 766	0 gr. 296	83,24	6 Escargots
7 février.....	0 gr. 191	0 gr. 041	78,53	2 —
7 février.....	0 gr. 234	0 gr. 029	87,61	2 —
7 février.....	0 gr. 284	0 gr. 061	78,52	2 —
7 février.....	0 gr. 542	0 gr. 128	76,38	2 —
9 février.....	0 gr. 797	0 gr. 187	76,54	10 —
17 février.....			76,29	18 —
5 mars.....	0 gr. 054	0 gr. 012	77,78	depuis 2 mois au réfrigérateur.
5 mars.....	0 gr. 119	0 gr. 024	79,06	
5 mars.....	0 gr. 165	0 gr. 041	75,16	

(1) Le dard lui-même (0 gr., 0015) compte pour 1/3 dans le poids de la matière sèche.

TABLEAU 34. — SUC DIGESTIF (suite).

Date	Poids		Teneur en eau %	Observations
	frais	sec		
30 avril.....	0 gr. 241	0 gr. 053	78,01	muré
30 avril.....	0 gr. 381	0 gr. 083	78,22	réveillé, à jeun
30 avril.....	0 gr. 484	0 gr. 116	76,04	d°
2 mai.....	0 gr. 485	0 gr. 028	94,23	Réveillé, nourri (liquide gastrique en digestion) (1).
2 mai.....	0 gr. 820	0 gr. 054	93,41	d°
2 mai.....	0 gr. 859	0 gr. 043	94,99	d°
2 mai.....	1 gr. 129	0 gr. 065	94,25	d°
16 mai.....	0 gr. 456	0 gr. 098	78,51	Réveillé, nourri d'abord, puis à jeun 8 jours.
16 mai.....	0 gr. 537	0 gr. 117	78,21	d°
16 mai.....	1 gr. 163	0 gr. 260	77,64	d°
9 juin.....	0 gr. 206	0 gr. 042	79,61	réveillé, non nourri
17 juin.....	0 gr. 381	0 gr. 149	60,89	d°
17 juin.....	0 gr. 438	0 gr. 061	86,09	d°
5 juillet.....	0 gr. 176	0 gr. 025	85,80	d°
11 juillet.....	0 gr. 202	0 gr. 047	76,74	Muré, depuis 7 mois au réfrigérateur.

TABL. 35. — SANG

17 janvier.....	0 gr. 333	0 gr. 007	97,90	5 Escargots
19 janvier.....	2 gr. 178	0 gr. 496	97,72	
21 janvier.....	2 gr. 022	0 gr. 071	96,49	
21 janvier.....	3 gr. 054	0 gr. 104	96,59	
21 janvier.....	3 gr. 068	0 gr. 108	96,48	2 Escargots
7 février.....	2 gr. 173	0 gr. 057	97,38	
7 février.....	2 gr. 392	0 gr. 073	96,95	
7 février.....	2 gr. 618	0 gr. 112	95,72	
7 février.....	2 gr. 929	0 gr. 094	96,79	10 —
9 février.....	2 gr. 162	0 gr. 059	97,27	
17 février.....			97,37	
5 mars.....	0 gr. 107	0 gr. 004	96,26	
5 mars.....	0 gr. 124	0 gr. 007	94,35	Depuis 2 mois au réfrigérateur.
16 mai.....	2 gr. 413	0 gr. 070	97,10	d°
5 juillet.....	0 gr. 265	0 gr. 011	95,86	Réveillé, nourri, puis à jeun 8 jours.
11 juillet.....	0 gr. 195	0 gr. 009	95,39	réveillé, non nourri
				Muré, depuis 7 mois au réfrigérateur.

(1) Ce liquide, contenant des débris végétaux, est rapidement filtré ou décanté avant l'analyse. La chlorophylle alimentaire lui donne une teinte verte,

TABL. 36. — MUCUS

Date	Poids		Teneur en eau %	Observations
	frais	sec		
19 juillet.....	0 gr. 164	0 gr. 011	93,30	recueilli en bulles au sortir du pneumo- stome
19 juillet.....	0 gr. 051	0 gr. 004	91,62	formé en trainées mu- queuses

MOYENNES DE JANVIER ET DE JUILLET :

Pour établir les moyennes saisonnières de teneur en eau, deux tableaux seront nécessaires : dans l'un (tableau 37) les moyennes seront données par catégories correspondant aux différentes dimensions des fragments analysés; dans l'autre (tableau 38) seront données la moyenne générale et les moyennes globales de janvier et de juillet.

Les chiffres placés entre parenthèses à la suite des pourcentages indiquent le nombre de mesures effectuées.

TABLEAU 37. — Moyennes des teneurs en eau,
compte tenu du poids des fragments.

		0 à 0 gr. 05	0,05 à 0,11	0,11 à 0,20	au-dessus de 0,20
Pied.....	déc.-janv. juillet	97,56 % (3) 83,30 (2)	91,40 (7) 82,91 (2)	89,69 (2)	79,89 (1)
Bourrelet palléal	déc.-janv. juillet	68,97 (1)	86,17 (3) 79,72 (1)		
Foie.....	déc.-janv. juillet		83,54 (6) 76,49 (2)	81,51 (5)	77,78 (1)
Glandes salivales.....	janvier juillet	80,74 (2)	85,79 (9)		
Jabot.....	juillet		78,85 (1)		
Rein.....	déc.-mars juillet	70,33 (1)	84,55 (2) 67,20 (1)	70,67 (1)	73,97 (14)
Glande de l'al-bumine.....	déc.-janv. juillet	69,45 (1)	82,77 (5)	80,70 (3)	61,79 (4)

TABLEAU 37. — Moyennes des teneurs en eau,
compte tenu du poids des fragments (*suite*).

		0 à 0 gr. 05	0,05 à 0,11	0,11 à 0,20	au-dessus de 0,20
Canal godroné..	janvier juillet		88,35 (2) 78,93 (2)	83,87 (5)	79,04 (3)
Poche du dard..	janvier juillet		84,81 (2)	83,61 (7)	82,33 (1)
Glandes multifi- des.....	juillet		82,08 (2)		
Suc digestif....	janvier juin-juillet			90,57 (1) 80,71 (3)	81,80 (5) 73,49 (2)
Sang.....	janvier juillet			95,39 (1)	97,04 (5) 95,86 (1)
Mucus.....	juillet		91,62 (1)	93,30 (1)	

TABLEAU 38. — MOYENNES GÉNÉRALES des teneurs
en eau.

	Moyenne de déc.-janv.	Moyenne de juillet	Moyenne générale
Pied.....	90,94 % (13)	83,10 (4)	89,10 (17)
Bourrelet palléal....	86,17 (3)	74,35 (2)	81,44 (5)
Foie.....	82,17 (12)	76,49 (2)	81,36 (14)
Glandes salivaires...	85,79 (9)	80,74 (2)	84,87 (11)
Jabot.....	non fait	72,85 (1)	72,85 (1)
Rein.....	73,97 (14)	68,76 (2)	74,36 (19)
Glande de l'albumine.	75,26 (12)	69,45 (1)	74,81 (13)
Canal godroné.....	83,07 (10)	78,93 (2)	82,38 (12)
Poche du dard.....	83,45 (8)	84,81 (2)	83,72 (10)
Glandes multifides..	non fait	82,08 (2)	82,08 (2)
Suc digestif.....	83,26 (6)	77,83 (5)	79,52 (23)
Sang.....	97,04 (5)	95,62 (2)	96,60 (16)
Mucus.....	non fait	92,46 (2)	92,46 (2)

Ces résultats ne sont pas conformes avec ceux publiés par M^{ne} BELLION pour les deux organes étudiés par elle (muscle pédieux et foie) : la teneur en eau de ces organes, selon les chiffres établis par M^{ne} BELLION, baisserait seulement de novembre à janvier, puis se relèverait plus ou moins à partir de janvier. Mes chiffres montrent au contraire une perte d'eau très nette à partir de janvier pour tous les organes étudiés, sauf pour la poche du dard.

CORRÉLATION ENTRE LES ORGANES D'UN MÊME INDIVIDU
POUR LA TENEUR EN EAU :

Si l'on veut connaître la teneur en eau des organes d'un même individu, on pourra se reporter, dans les tableaux, aux dates suivantes, concernant chacune un seul individu : 20 décembre, 23 décembre, 24 décembre, 31 décembre (Escargots murés), 5 juillet (Es-

cargot non muré mais à jeun, depuis plusieurs mois à la température de 18 à 22°), 11 juillet (Escargot muré, maintenu depuis 7 mois à la température de — 2°).

On verra ainsi, en comparant les Escargots du 5 et du 11 juillet, que le premier était beaucoup moins déshydraté que le second.

Considérons ces deux Escargots inégalement déshydratés. Les organes de l'un et de l'autre seront-ils déshydratés dans les mêmes proportions ? Mettons en courbe les teneurs en eau du pied, du foie, du sang, du suc digestif et du bourrelet palléal, c'est-à-dire

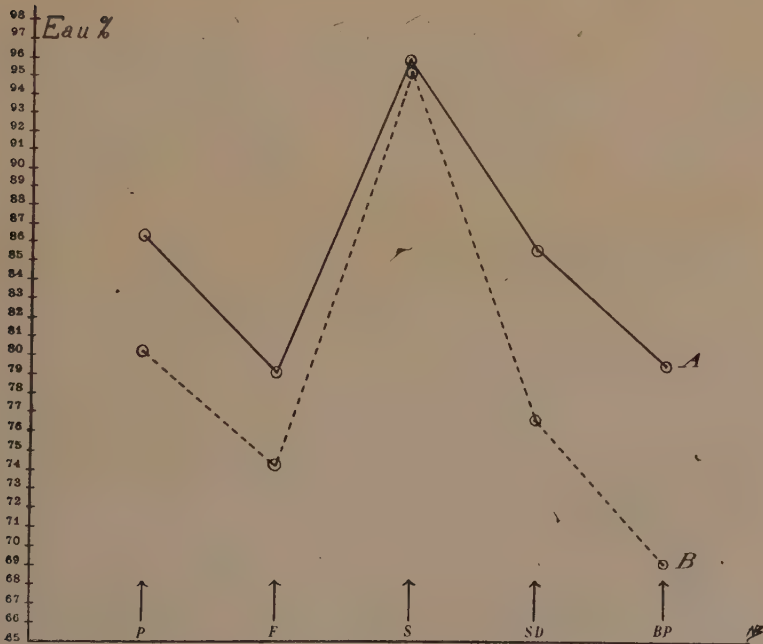


FIG. 18. — Parallélisme des teneurs en eau de quelques organes chez deux individus différents (*Helix pomatia* L.). — A et B : les deux Escargots étudiés; Organes : pied (P), foie (F), sang (S), suc digestif (SD), bourrelet palléal (BP).

d'organes ou liquides organiques constituant une part importante de la masse du corps. Ces courbes sont presque identiques pour les deux individus (fig. 18). Il y a donc ici une proportionnalité évidente dans la teneur en eau des gros organes ⁽¹⁾. Pour les petits organes, au moins pour certains d'entre eux, le fait paraît beaucoup moins net.

CONCLUSIONS

En tenant compte de tous ces résultats, j'arrive aux conclusions suivantes :

1°) Les organes sont inégalement riches en eau. Le pied est de beaucoup le plus riche (89 % en moyenne). La plupart des organes (glandes salivaires, poche du dard, canal godroné, glandes multifides, bourrelet palléal, foie) ont en moyenne de 81 à 85 % d'eau. La glande de l'albumine, le rein et le tube digestif sont beaucoup plus pauvres.

Parmi les liquides organiques, le sang a une forte teneur en eau (96,6 % en moyenne), d'ailleurs assez constante. Il est à remarquer que certains fragments du pied ont montré une teneur en eau supérieure à celle du sang lui-même (jusqu'à 98,9 % alors que le sang ne dépasse pas 97,9 %). J'en donnerai une explication plus bas (p. 84). Il peut paraître étrange au premier abord que la richesse en eau d'un fragment d'organe soit plus grande que celle d'un liquide organique, mais on en trouvera un exemple plus frappant dans le *suc digestif* : ce dernier est plus pauvre en eau que la plupart des organes; seuls le rein, la

(1) Ce résultat n'a pas une valeur absolument générale.

glande de l'albumine et le tube digestif sont plus secs (si j'ose dire) que ce liquide.

2°) La plupart des mesures de juillet donnent un pourcentage d'eau moindre que les mesures correspondantes de janvier, ce qui montre que la plupart des organes se sont déshydratés ⁽¹⁾ entre les mois de janvier et de juillet. Ceux qui ont perdu le plus d'eau sont le rein et la glande de l'albumine (15 à 18 % de leur eau en 6 mois), puis le bourrelet palléal (14 %), le pied (10 %), le canal godroné, le foie (8 à 9 %), le suc digestif, les glandes salivaires (autour de 6 %), le sang (1,5 %). Ainsi, le sang lui-même a perdu de l'eau, mais en faible proportion.

Le caractère continu de la déshydratation doit être souligné. Le tableau suivant le montre pour le sang et le suc digestif :

TABLEAU 39. — Teneurs en eau moyennes.
Les chiffres entres parenthèses indiquent le nombre des mesures.

	Janvier	Février-mai	Juin-juillet
Sang.....	97,04 % (5)	96,58 (9)	95,62 (2)
Suc digestif	83,26 (6)	78,18 (12)	77,83 (5)

(1) Il est bien entendu qu'il s'agit d'animaux non nourris.

REMARQUES SUR LES CAUSES DE LA DÉSHYDRATATION
DE CERTAINS ORGANES

La déshydratation intense du *rein* est à souligner. Elle ne provient pas seulement d'une perte d'eau, mais aussi d'une formation continuelle de produits secs. On se rappelle que les cellules rénales élaborent de grosses concrétions qui, dans la vie active, sont rejetées par l'orifice de l'uretère. Au cours de la vie ralentie, ces concrétions s'accumulent dans le rein et, pour peu que cette vie ralentie se prolonge, elles arrivent à prendre une importance considérable et comptent pour beaucoup dans le résidu sec obtenu. La partie vivante du rein peut alors être fort réduite.

Ainsi, j'ai disséqué en février 1925 des *Leucochroa candidissima* récoltés au printemps de 1922 et à jeun depuis cette époque. Ayant fendu la paroi du rein, je vis le contenu rénal se déverser à la façon d'un sac de lentilles, et je recueilli les concrétions sur une lame. Ces concrétions étaient de tailles et de formes très variées, parfois doubles ou triples (fig. 19) ; à certaines d'entre elles étaient accolés des restes cellulaires et notamment des noyaux provenant des cellules rénales, mais la plupart étaient tout à fait libres.

Cet entraînement de la cellule rénale avec la concrétion est signalé par KRAHELSKA [64] ⁽¹⁾ comme plutôt exceptionnel. Les recherches de TURCHINI [100] ont d'ailleurs confirmé que normalement les concrétions sortent de la cellule par effraction, et non par excrétion holocrine ou vésiculaire. Mais il est certain

(1) Les concrétions rénales des Gastéropodes ont été étudiées auparavant, en particulier par AMAUDRUT [4], 1886, et RÉMY-PERRIER [84], 1889.

que dans le cas d'un jeûne prolongé les cellules rénales sont en grande partie détruites ou résorbées. L'eau n'a pas été dosée dans l'exemple que je cite, mais il est probable que le résidu sec eût été énorme.

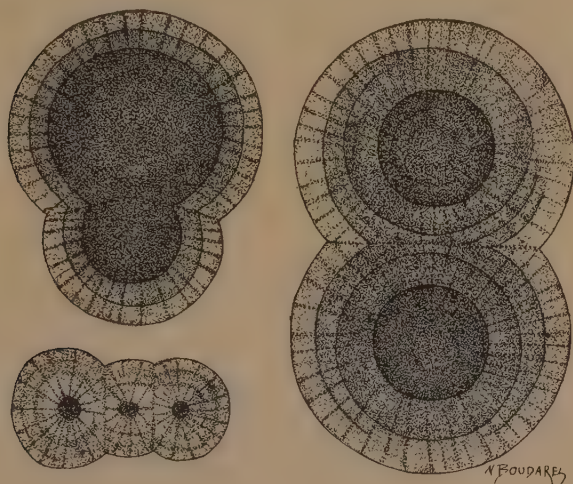


FIG. 19. — Concrétions rénales particulières chez
Leucochroa candidissima L., $\times 600$.

Dans les *organes autres que le rein*, où aucun produit sec ne s'accumule, il y a seulement une perte d'eau telle que nous l'avons envisagée au début de ce chapitre.

Parmi ces organes, le *muscle pédieux* et le bourrelet palléal méritent encore une remarque. Alors que dans la plupart des organes la teneur en eau s'exprime par des chiffres régulièrement groupés autour d'un chiffre moyen, certains organes, le pied, le bourrelet et la glande de l'albumine ⁽¹⁾, ont au contraire des teneurs

(1) Les variations de la glande de l'albumine, déjà signalées par M^{lle} BELLION (loc. cit., p. 50), sont évidemment en rapport avec l'évolution génitale.

variables. C'est ainsi qu'on a pu remarquer pour le muscle pédieux (tabl. 24), en janvier surtout, des chiffres où le résidu sec est particulièrement faible. Je pense que ces chiffres résultent de ce que le fragment prélevé contenait beaucoup de sang ou d'eau. Il se trouve en effet dans le pied et le bourrelet palléal d'importants sinus sanguins. Par ailleurs, puisque la quantité totale du sang diminue au cours de la vie ralentie (voir p. 36), il en résulte une diminution indirecte de la teneur en eau pour les organes à riche irrigation sanguine.

Mais, les sinus sanguins ne sont pas seuls en cause : certains fragments du pied arrivent à avoir une teneur en eau aussi forte ou même plus forte que celle du sang. Ici intervient évidemment un rôle particulier du pied : on connaît l'extraordinaire perméabilité de cet organe à l'égard de l'eau ou de la vapeur d'eau du milieu ambiant; on peut admettre avec E. MER, que « c'est principalement dans les cavités sanguines que l'eau s'accumule, et non dans les éléments anatomiques eux-mêmes » [79], p. 4. Le pied constitue en somme une sorte de réservoir d'eau de l'organisme, mais l'eau qu'il détient s'y trouve en quantité très variable.

CHAPITRE II

PERTE D'EAU DANS TEMPS DONNÉ

§ 1^{er}. — MESURE DIRECTE.

Les dosages que nous avons relatés dans le précédent chapitre nous ont donné la matière de plusieurs constatations. Mais il est évident qu'ils ne peuvent tenir lieu des mesures faites sur un même animal pour évaluer la perte d'eau dans un temps donné.

A ce point de vue, M^{lle} BELLION [7], p. 107, a déjà fait l'expérience suivante : les Escargots sont placés dans une enceinte traversée par un courant d'air sec. Au sortir de l'enceinte, l'air passe sur du chlorure de calcium anhydre, préalablement pesé. Au bout d'un temps donné, l'excès de poids du chlorure de calcium représente la vapeur d'eau émise par les Escargots pendant ce temps. M^{lle} BELLION constate par ce procédé que le poids de la vapeur d'eau émise en 48 heures par 50 gr. d'Escargots varie de 0 gr. 098 (début de l'hibernation) à 2 gr. 09 (pleine activité). L'émission de vapeur d'eau diminue beaucoup au début du sommeil, reste à peu près constante (vers 0 gr. 2) pendant l'hibernation, et augmente beaucoup en été.

Le procédé employé par M^{lle} BELLION offre l'avantage de permettre de nombreuses mesures ; mais il est probable que l'émission d'eau est activée en présence du courant d'air sec.

Cet inconvénient sera supprimé si l'on pèse directement l'eau émise par l'animal et condensée sur la paroi du vase d'expérience; il faut alors négliger la vapeur d'eau non condensée, cause d'erreur minime pourvu que l'on expérimente dans des vases assez petits.

J'ai effectué quelques mesures par cette dernière méthode en opérant de la façon suivante : un Escargot, pesé à 1 milligramme près, est placé dans un ballon de 280 cm³ sec, mais ne contenant aucun dessiccateur. L'animal est suspendu de telle sorte qu'il lui est impossible d'adhérer à la paroi. L'étanchéité de la fermeture du ballon est prouvée par les pesées, le poids du système au début de l'expérience étant identique au poids final.

A la fin de l'expérience, le poids du système fermé représente la somme des poids du ballon, de l'Escargot, et de l'eau émise. Une partie de l'eau émise se trouve condensée sur la coquille même de l'animal. On dispose alors tout ce qu'il faut pour la pesée de l'Escargot, dont le poids est approximativement connu. Puis, on ouvre le bouchon du ballon, juste le temps nécessaire pour faire rouler l'Escargot sur un verre de montre disposé sur la balance. Le vase est refermé immédiatement, en même temps que se fait la lecture, à 1 milligramme près, du poids de l'*Helix* humide. Lorsque l'évaporation de la coquille est achevée, on a par différence le poids P_1 de l'eau qui était condensée sur la coquille.

On pèse alors le ballon fermé contenant la plus grande partie de l'eau émise. Puis, le ballon est ouvert, séché à la chaleur, et de nouveau pesé. On a ainsi, par différence, le poids P_2 de l'eau du ballon.

Le poids total de l'eau émise par l'Escargot est représenté par la somme $P_1 + P_2$.

Les mesures que j'ai faites m'ont prouvé que l'influence de la saison n'était pas seule en cause; la TEMPERATURE EXERCE UNE ACTION ÉVIDENTE SUR L'ÉMISSION DE L'EAU. Donnons quelques exemples :

TABEAU 40

Helix pomatia. — Perte d'eau dans un temps donné.

	DATES	Température	Eau émise par gr. d'animal (1) et par heure
1 Escargot muré...	5 févr.-4 avril.	— 2°	0 gr. 000019
	4 avril-18 juin.	— 2°	0 gr. 000029
3 Escargots non murés.....	12-25 juillet.	— 2°	0 gr. 000030
2 Escargots, épi-phragme enlevé juste avant l'exp.	15-28 juillet.	— 2°	0 gr. 000012
2 Escargots non murés.....	15-18 juillet.	+ 21°	0 gr. 00013
1 Escargot non muré.....	18-22 juillet.	+ 21°	0 gr. 00011

Calculés conformément à notre tableau, les chiffres de M^{re} BELLION donneraient 0 gr. 00008 d'eau émise pour les Escargots hibernants, et 0 gr. 0003 à 0,0008 l'été. Les chiffres concernant les Escargots murés sont donc de même ordre que les miens; pour les Escargots non murés, ils sont beaucoup plus forts, ce qui peut s'expliquer par le courant d'air sec continuellement renouvelé des expériences en question. Il est naturel que cette circonstance ait influé davantage sur les animaux non murés.

(1) Ces chiffres sont rapportés au poids total, coquille comprise.

Retenons que la perte d'eau est plus forte (au moins 5 à 6 fois) à 21° qu'à — 2°.

§ 2. — MESURE INDIRECTE DE L'ÉVAPORATION.

PERTE DE POIDS.

Les variations du poids de l'Escargot ont été souvent étudiées. Rappelons brièvement les recherches accomplies et les résultats auxquels elles ont conduit.

SPALLANZANI a mesuré la perte de poids de plusieurs *Helix lusitanica* L. entre le 10 décembre et le 10 février d'une part, entre le 10 février et le 8 avril d'autre part (1795). Légèrement plus forte dans la seconde partie de l'hiver, la perte de poids était, somme toute, assez peu importante (environ 3 % du poids total de décembre à avril).

DRAPARNAUD constatait vers la même époque qu'un Escargot hibernant « ne transpire presque point ».

BERGER (1828) tend à admettre que « la perte de poids suit une progression croissante relativement à la prolongation de la léthargie », les mesures finales s'échelonnant de mars à août.

Selon A. LANG (1899) des Escargots hibernant dans une station naturelle ont perdu 1/150^e du poids de leurs parties molles entre le 3 décembre et le 30 janvier; d'autres, placés à + 5° dans une cave sèche, ont perdu dans le même laps de temps 1/27^e; d'autres, à + 13°, 1/14^e de leur poids. Le poids diminue surtout au début de l'hibernation, puis, après une lente augmentation, on constate de nouveau une chute sensible peu de temps avant le réveil.

M^{lle} BELLION (1909) confirme et précise ces derniers résultats de LANG, et trouve que la diminution

de poids est plus forte à 18-20° (19,7 % du poids total de novembre à avril) qu'à 10-12° (10,3 %) (loc. cit. p. 42).

KÜHN (1914) confirme les résultats de LANG et de M^{lle} BELLION sur l'influence de la température [67], p. 143.

KUNKEL (1916) fait les constatations suivantes : les Escargots murés perdent moins de poids (1/3 en moins) que les non murés (loc. cit. p. 105, 178, 179); les Escargots actifs perdent deux fois plus de poids que les inactifs (p. 119) (1). La perte de poids est beaucoup plus forte chez les Limaciens que chez les Escargots (p. 106, 111) KUNKEL confirme en outre certaines données de ses prédécesseurs.

Enfin, en 1917, A. VAYSSIÈRE [102] a étudié les variations de poids chez *Glandina guttata* Crosse et P. Fischer.

De l'ensemble de ces travaux, on peut dégager les conclusions suivantes :

1°) Le poids diminue continuellement au cours de l'hibernation.

2°) La diminution du poids est particulièrement forte à la fin, et surtout au début de l'hibernation (A. LANG, M. BELLION).

3°) Le poids diminue moins vite chez les Escargots murés que chez les non murés (DRAPARNAUD, KUNKEL).

4°) La perte de poids est d'autant plus forte que la température est plus élevée (A. LANG, M. BELLION).

Ces conclusions, concernant la perte de poids, coïncident avec les résultats que nous avons obtenus pour

(1) Il faut remarquer qu'une partie de cette perte est due au mucus abandonné lors de la reptation.

la perte d'eau (voir p. 68). Cette coïncidence n'a rien de surprenant : il est évident, en effet, que la perte de poids est due, au moins en partie, à une perte d'eau. Certains des auteurs qui ont étudié les variations du poids ont exprimé l'opinion que la perte de poids représente principalement la perte d'eau ⁽¹⁾.

Précisons dans quelle mesure cette opinion est fondée. En dehors du mucus et des déjections, les seuls facteurs susceptibles de faire varier le poids sont d'une part l'eau, d'autre part les gaz (oxygène et gaz carbonique) absorbés ou émis pour les oxydations. Quelle est la part de ces gaz dans les variations du poids ?

En 1875 POTT [90], étudiant parmi d'autres espèces animales l'*Helix pomatia*, a constaté que la part du gaz carbonique dans la perte de poids est très faible, respectivement 3,69 % et 4,57 % dans les deux exemples étudiés par lui.

Toutefois, on ne peut généraliser ce pourcentage. Anticipant sur le chapitre où il sera question de la respiration, je donne ici, d'après mes expériences, la part qui revient au CO² dans la perte de poids pour trois cas bien différents. Ces exemples suffiront à montrer que L'ÉMISSION D'EAU EST INDÉPENDANTE DES OXYDATIONS.

(1) Voir p. ex. A. LANG [71].

TABEAU 41. — *Helix pomatia*.

	CO ₂ émis	O ₂ absorbé	Perte de poids due au CO ₂	Perte de poids totale	Part du CO ₂ dans la perte totale
5 février-4 avril. Escargot muré (— 2°).	0 gr. 011	0 gr. 005	0 gr. 006	0 gr. 294	2,04 %
20-23 janvier. Escargot muré (+ 14°5).	0 gr. 026	0 gr. 019	5 gr. 007	0 gr. 043	14,58 %
28-29 janvier. Escargot non muré (+ 16°8).	0 gr. 039	0 gr. 031	0 gr. 008	0 gr. 232	3,50 %
18-29 mars. Escargot muré (+ 13°).	0 gr. 063	0 gr. 051	0 gr. 012	0 gr. 016	75,0 %

Dans le premier cas (au froid) l'émission d'eau est faible, mais la respiration est encore plus faible; par conséquent le CO^2 ne compte guère dans la perte totale de poids. Dans le second cas, où la respiration est plus forte, le CO^2 compte relativement davantage. Dans le troisième cas, respiration et émission d'eau sont beaucoup plus intenses que dans le premier, mais ont un rapport analogue. Dans le quatrième cas, c'est la respiration et non la perte d'eau qui compte le plus. Il y a même des cas où la perte d'eau est nulle.

Ces exemples montrent que si l'on veut réellement connaître les variations de l'émission d'eau en étudiant les variations du poids, il est nécessaire de tenir compte de la perte due au CO^2 .

A cette condition, les résultats seront aussi valables et aussi précis que par la mesure directe de l'évaporation.

Il m'était facile d'employer cette méthode : l'étude simultanée de la respiration et du poids que j'ai dû faire par ailleurs m'a permis de connaître, en même temps que les variations respiratoires, les variations de l'émission d'eau sous l'influence de certains facteurs intéressant particulièrement mon étude (température, teneur en eau des tissus).

Les résultats obtenus pour l'action de la température étant très analogues à ceux que m'avait donné la mesure directe de l'évaporation (voir tableau 40), je ne crois pas utile de les reproduire. Je prends seulement acte de cette concordance, qui prouve l'efficacité des deux méthodes employées.

§ 3. — INFLUENCE DE LA TENEUR EN EAU DES TISSUS
SUR L'ÉMISSION D'EAU.

Un Escargot immergé, et ayant ainsi absorbé beaucoup d'eau, rejette rapidement, nous le verrons, la majorité ou la totalité de l'eau acquise. Ce seul fait prouve une influence de la teneur en eau sur l'émission dans un temps donné.

KUNKEL a, d'autre part, formulé l'opinion que la perte de *poids* est plus rapide chez les animaux riches en eau (loc. cit. p. 177). KUNKEL appréciait d'ailleurs la teneur en eau d'une façon toute subjective, n'ayant fait aucun dosage.

Ayant dosé l'eau des tissus chez des Escargots dont j'avais préalablement étudié la respiration et la perte de poids, je suis à même de préciser l'influence de l'hydratation : j'ai pu calculer l'émission d'eau par gramme et par heure (compte tenu de la respiration), et la mettre en regard de la teneur en eau des tissus.

TABLEAU 42. — *Helix pomatia* (muré).

Date	Pourcentage d'eau des parties molles	Perte totale de poids	Perte due aux oxydations	Eau émise par gramme d'animal (1) et par heure
18-19 mars	79,87 %	0 gr. 016	0 gr. 012	0 gr. 0000007

(1) Chiffres rapportés au poids total, coquille comprise.

TABLEAU 43. — *Helix pomatia* (non mûré).

27 avr.-1 ^{er} mai	85,67 %	0 gr. 800	0 gr. 010	0 gr. 00032
1 ^{er} -5 mai.....	85,38	0 gr. 307	0 gr. 023	0 gr. 00011
8-10 mai.....	85,95	0 gr. 069	0 gr. 006	0 gr. 00005
10-14 mai.....	88,69	4 gr. 322	0 gr. 012	0 gr. 00162
14-19 mai.....	88,76	4 gr. 724	0 gr. 011	0 gr. 0017
2-7 juin.....	85,24	0 gr. 347	0 gr. 009	0 gr. 00012

TABLEAU 44. — *Helix aspersa* (non mûré).

10-13 févr.....	90,05 %	0 gr. 466	0 gr. 004	0 gr. 00077
-----------------	---------	-----------	-----------	-------------

TABLEAU 45. — *Helix aspersa* (non mûré).

27 février-1 ^{er} mars...	89,63 %	0 gr. 234	0 gr. 003	0 gr. 00074
------------------------------------	---------	-----------	-----------	-------------

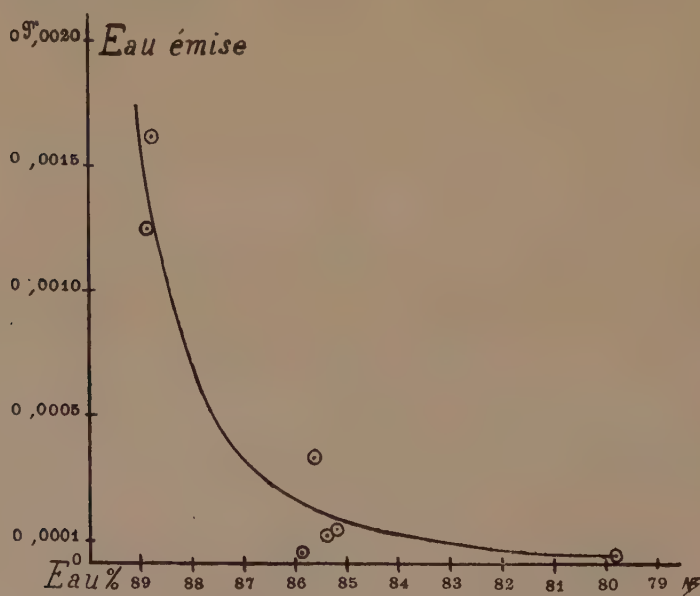


FIG. 20. — Emission d'eau en fonction de l'hydratation.

CONCLUSION. — La perte d'eau est considérable

lorsque les tissus ont 88 % d'eau. Elle est au contraire presque nulle pour une hydratation de 80 %. (Voir la courbe pour *Helix pomatia*, fig. 20.)

§ 4. — RÉHYDRATATION DES TISSUS.

HYDRATATION DIRECTE. — On sait que les tissus de l'Escargot se réhydratent au contact de l'eau ou par l'alimentation. Cette réhydratation est durable si elle ne dépasse pas une certaine teneur en eau.

Mais si un excès d'eau a été absorbé, il est rapidement rejeté. Prenons un exemple : un *Helix pomatia* ayant une teneur en eau d'ordre moyen (85 à 86 % d'eau dans les parties molles) et pesant 25 gr. 085 est immergé 1/2 heure; son poids atteint alors 29 gr. 581, correspondant à une hydratation de 88 à 89 %. Peu de temps après, le poids revient tout près de ce qu'il était au début : 25 gr. 259. Une seconde expérience donne le même résultat avec les poids suivants : avant immersion 25 gr. 259 ; après immersion 29 gr. 735, puis 25 gr. 011. Tout se passe comme si l'organisme se refusait à subir d'une façon durable une hydratation de plus de 86 %.

HYDRATATION PAR LA VAPEUR D'EAU. — L'Escargot peut-il se réhydrater aux dépens de la vapeur d'eau atmosphérique ? KUNKEL (loc. cit., p. 32) a répondu à cette question par la négative : il n'a constaté aucune augmentation de poids en plaçant dans un espace humide des animaux (Escargots, Limaces), pauvres en eau. Il en résulterait que l'état hygrométrique de l'air serait sans influence sur la teneur en eau des tissus.

Les expériences que j'ai faites sur *Helix pomatia* ne me permettent pas de partager l'opinion de KUN-
KEL. Je vais en donner quelques exemples, pris sur
diverses catégories d'animaux.

1°) *Escargots non murés*. — Quatre Escargots non
murés, pesés, ont été placés dans un récipient de type

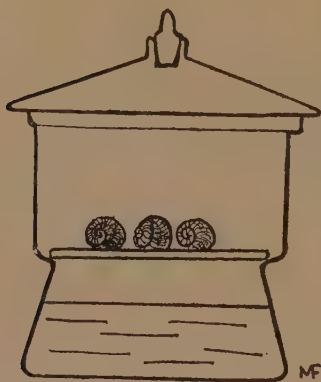


FIG. 21.
Hydratation de l'*Helix pomatia* L.
par la vapeur d'eau.

« dessiccateur » dont la
partie inférieure conte-
nait de l'eau à une tem-
pérature d'environ 15°;
l'accès de l'eau était in-
terdit aux animaux par
un grillage (fig. 21). Dans
ces conditions, 3 Escar-
gots sur 4 augmentèrent
de poids. Un maximum
ayant été atteint, les
poids se sont mis ensuite
à décroître, malgré une
atmosphère toujours sa-
turée de vapeur d'eau.

TABLEAU 46. — Hydratation de l'*Helix pomatia*
non muré par la vapeur d'eau.

	Escargot A	Escargot B	Escargot C	Escargot D
25 février....	18 gr. 40	17 gr. 70	16 gr. 33	22 gr. 80
27 février....	18 gr. 80	18 gr. 80	15 gr. 70	23 gr. 0
2 mars.....	19 gr. 80	18 gr. 70	15 gr. 90	21 gr. 60
4 mars.....	19 gr. 75	18 gr. 80	15 gr. 02	21 gr. 70
6 mars.....	19 gr. 55	18 gr. 0	14 gr. 43	22 gr. 40
11 mars.....	17 gr. 50	17 gr. 50	14 gr. 20	22 gr. 0

Ces résultats sont conformes à ceux que l'on obtient par immersion, à cela près que la rapidité d'hydratation et de déshydratation est moindre.

2°) *Escargots munis de leur épiphragme léger.* — Un lot A d'Escargots munis d'un épiphragme léger a été placé dans une atmosphère saturée d'humidité, tandis qu'un lot témoin B était installé à sec (toutefois, sans dessiccateur).

L'expérience a duré 48 heures pour le lot A, 54 heures pour le lot B (25-27 février).

TABLEAU 47. — *Helix pomatia*, avec épiphragme léger.

Lot A (humidité)		Lot B (à sec)	
25 février	27 février	25 février	27 février
29 gr. 50	29 gr. 50	16 gr. 60	16 gr. 55
19 gr. 75	19 gr. 80	16 gr. 80	16 gr. 70
25 gr. 20	24 gr. 80	18 gr. 12	18 gr. 08
16 gr. 60	16 gr. 53	15 gr. 30	15 gr. 25
21 gr. 80	21 gr. 50	14 gr. 30	14 gr. 30
17 gr. 10	17 gr. 0	13 gr. 70	13 gr. 65
20 gr. 80	20 gr. 70	19 gr. 20	19 gr. 15
17 gr. 25	17 gr. 30	15 gr. 10	15 gr. 0
15 gr. 25	15 gr. 30	17 gr. 60	17 gr. 60
26 gr. 60	28 gr. 50	15 gr. 83	15 gr. 80
19 gr. 40	19 gr. 30	17 gr. 62	17 gr. 60
22 gr. 60	22 gr. 52	13 gr. 95	13 gr. 90
32 gr. 40	32 gr. 33		
20 gr. 20	20 gr. 15		
20 gr. 30	20 gr. 25		

On voit que dans le lot A certains Escargots ont augmenté de poids (chiffres mis en évidence) ; d'autres n'ont guère varié ; d'autres, plus nombreux, ont diminué.

Dans le lot témoin B, aucun Escargot n'a augmenté de poids. Presque tous ont diminué.

3°) *Escargots ayant leur gros épiphragme.* — Deux lots C et D d'Escargots murés ont été placés, le premier dans une atmosphère humide, le second dans une atmosphère sèche. Durée d'expérience : respectivement 48 et 54 heures (25-27 février).

TABLEAU 48. — *Helix pomatia*, muré.

Lot C (humidité)		Lot D (à sec)	
25 février	27 février	25 février	27 février
20 gr. 10	20 gr. 10	19 gr. 90	19 gr. 75
20 gr. 40	20 gr. 35	18 gr. 30	18 gr. 20
19 gr. 20	19 gr. 18	20 gr. 30	20 gr. 15
24 gr. 0	23 gr. 98	21 gr. 60	21 gr. 45
21 gr. 20	21 gr. 0	19 gr. 83	19 gr. 70
22 gr. 20	22 gr. 08	18 gr. 90	18 gr. 80
22 gr. 50	22 gr. 45	19 gr. 30	19 gr. 15
20 gr. 10	20 gr. 03	19 gr. 52	19 gr. 30
29 gr. 10	28 gr. 90	20 gr. 50	20 gr. 40
27 gr. 60	27 gr. 55	22 gr. 90	22 gr. 75
18 gr. 0	17 gr. 90	22 gr. 33	22 gr. 20
20 gr. 20	20 gr. 15	20 gr. 20	20 gr. 08
20 gr. 40	20 gr. 30	21 gr. 50	21 gr. 30
24 gr. 90	24 gr. 80		

Cette fois, il n'y a aucune augmentation du poids à l'humidité. On peut simplement remarquer que la perte de poids a été moindre dans l'atmosphère humide (en moyenne 0 gr. 000077 par gramme d'Escargot et par heure) que dans l'atmosphère sèche (0 gr. 000129).

D'autres expériences, avec des pesées plus précises vont donner des résultats analogues. Les Escargots témoins sont placés cette fois dans un dessiccateur à acide sulfurique.

TABLEAU 49. — *Helix pomatia*, murés.

	ESCARGOT A (atmosphère humide)		ESCARGOT B (dessiccateur à SO^4H^2)	
	Poids	Perte de poids par gr. et par h ^{re}	Poids	Perte de poids par gr. et par h ^{re}
22 mars				
19 h. 30....	13 gr. 7955		21 gr. 2745	
23 mars				
14 h. 50....	13 gr. 788	0 gr. 000028	21 gr. 178	0 gr. 00023
29 mars				
16 h. 30....	13 gr. 711	0 gr. 000038	20 gr. 805	0 gr. 00012
4 avril				
15 h.	13 gr. 620	0 gr. 000046	20 gr. 383	0 gr. 00014

TABLEAU 50. — *Helix pomatia*, muré.

		Poids	Poids perdu ou gagné par gramme et par heure.
28 juillet	16 h. 25	13 gr. 6498	— 0 gr. 000065
A sec sur une table..	17 h. 33	13 gr. 6488	
Atmosphère humide..	17 h. 33	13 gr. 6488	+ 0 gr. 000014
	18 h. 34	13 gr. 6490	
Dessiccateur à SO^4H^2)	18 h. 34	13 gr. 6490	— 0 gr. 00096
	19 h. 22	13 gr. 6385	

On voit que les Escargots *murés* ne peuvent s'hydrater que de façon minime aux dépens de la vapeur d'eau; souvent même, ils perdent du poids dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau.

CONCLUSIONS. — Contrairement à l'opinion de KUNDEL, la réhydratation des tissus peut se faire non seu-

lement aux dépens de l'eau, mais de la vapeur d'eau atmosphérique. Toutefois, la présence de l'épiphragme empêche l'Escargot de reprendre du poids dans une atmosphère saturée d'humidité ⁽¹⁾. Mais dès que l'épiphragme est enlevé l'animal déshydraté se comporte vis-à-vis de la vapeur d'eau comme vis-à-vis de l'eau : il l'incorpore à ses tissus jusqu'à en contenir un excès. L'excès est ensuite rejeté, même si l'animal est maintenu en atmosphère humide. Il semble qu'il y ait un optimum de teneur en eau, au-dessus duquel aucune hydratation supplémentaire ne puisse être durable.

(1) Je ne pense pas que l'erreur de KUNKEL soit due à cette exception, car il parle, pour ses expériences, de la saison d'été.

TROISIÈME PARTIE

ETUDE DE LA RESPIRATION

INTRODUCTION

Lorsque dans les précédents chapitres nous avons parlé de vie active ou ralentie, nous avons envisagé la manifestation la plus extérieure de ces modes de vie, c'est-à-dire l'activité musculaire.

Mais les mouvements ne constituent pas toute l'activité; ils n'en sont qu'un important aspect. Un autre aspect est la respiration; la respiration traduit à peu près l'activité d'ensemble de l'organisme. Elle présente en outre l'avantage d'être mesurable; elle est donc un bon critérium pour exprimer une vie plus ou moins active. On peut étudier systématiquement les facteurs susceptibles de faire varier la respiration, et cette étude nous paraît s'identifier avec la recherche des causes influant sur l'activité ou le ralentissement de la vie chez l'Escargot.

La question de la respiration de l'Escargot, loin

d'avoir été délaissée par les auteurs comme celle de l'hydratation, a été, au contraire, l'objet de travaux variés, et cela dès le moment où les recherches de LAVOISIER ouvrirent le chemin à l'expérience physiologique. VAUQUELIN [101] fut en effet le premier à la constater. Des mémoires d'importance diverse ont suivi les travaux de VAUQUELIN; je vais en résumer les principales conclusions.

Dans son mémoire classique publié en 1803, SPALLANZANI [98] constatait que l'Escargot respire moins activement lorsqu'il est muré par son épiphragme. Pour cet auteur, la respiration serait même suspendue en hiver, et suspendue également lorsque la température est inférieure à 0°. SPALLANZANI fit une autre constatation : deux Escargots ayant été placés l'un dans l'oxygène, l'autre dans l'air, le premier respira plus intensément que le second.

En 1846, DELACROIX [26] annonça que l'intensité de la respiration augmentait avec la température; ce résultat fut précisé par VERNON en 1895-97 [103].

Pour M^{me} BELLION [7], 1909, le quotient respiratoire baisse continuellement au cours de l'hiver, et l'émission de gaz carbonique peut diminuer en hiver jusqu'à devenir indécélable.

Selon HESSE [61], 1910, le quotient respiratoire ne baisse pas en hiver; la respiration augmente avec l'humidité de l'air, mais guère avec le mouvement; l'influence des traumatismes, de la régénération de la coquille, etc. sur l'intensité respiratoire est également étudiée, ainsi que certains des faits établis antérieurement.

Enfin, SCHUURMANS STEKHOVEN junior [95], 1920, ajouta quelque appoint aux expériences de ses prédécesseurs.

Il aurait été souhaitable que l'ensemble de ces conclusions, déjà fort intéressant, eût pour base des expériences comparables et des méthodes sûres. Mais il est loin d'en être ainsi.

Dans l'état actuel de la technique respiratoire, une analyse n'est valable que sous condition de certaines précisions : contrôle de l'étanchéité du vase, déplacement des gaz au mercure lors de l'analyse, graduation précise de l'analyseur, lecture par visée, connaissance *réelle* des conditions initiales et finales de température et de pression et correction par le calcul des volumes résultant de la lecture.

Sans vouloir détailler ici les techniques respiratoires, je crois utile de donner quelques exemples des méthodes employées par ceux qui m'ont précédé dans ces recherches.

SPALLANZANI utilisait l'eudiomètre de GIOBERT en absorbant l'oxygène par le phosphore et l'anhydride carbonique par l'eau de chaux. L'outillage de SPALLANZANI est conservé à Reggio d'Emilia, où il est vraiment curieux de trouver, au milieu d'un « cabinet d'histoire naturelle » du XVIII^e siècle un véritable laboratoire de physiologie. On peut dire que SPALLANZANI a tiré des premières méthodes d'analyse respiratoire le meilleur parti possible.

Examinons maintenant les techniques des auteurs les plus récents qui se soient occupés de cette question : M^{lle} BELLION (1909), HESSE (1910) et SCHUURMANS STEKHOVEN (1920).

M^{lle} BELLION, pour mesurer simultanément l'émission de vapeur d'eau et d'anhydride carbonique, créait un courant d'air (loc. cit., p. 107). L'objection que nous avons formulée (p. 85) à propos de la vapeur d'eau est valable également pour l'anhydride car-

bonique. Dans une autre série d'expériences, M^{re} BELLION a utilisé une autre technique (loc. cit., p. 113) : Les Escargots sont placés dans une cloche avec dessiccateur, fermée par un bouchon que traverse un tube de verre muni d'un drain de caoutchouc ; ce drain lui-même est fermé par une pince à forcipresse. Lorsque l'expérience doit prendre fin, une prise de gaz est faite à l'intérieur de la cloche à l'aide d'une pipette à gaz. Le gaz est alors placé dans un tube de 50 cm³ gradué en dixièmes de cm³. Enfin l'analyse a lieu : on introduit successivement de la potasse pour absorber le CO² et du pyrogallate de potassium pour absorber l'oxygène. M^{re} BELLION tient compte dans une certaine mesure des variations volumétriques dues à la température et à la pression, en comparant le gaz final à un volume témoin d'air mesuré à 0° et sous une pression de 760 mm., mais les conditions initiales ne sont pas déterminées. Cette méthode, même parfaitement appliquée, ne peut permettre d'arriver à une grande précision. De plus, les chiffres donnés par M^{re} BELLION pour l'émission d'anhydride carbonique sont manifestement trop faibles, ce qui implique une erreur de méthode.

La méthode, ou plutôt les méthodes employées par HESSE (1910), sont loin d'être satisfaisantes. HESSE lui-même y reconnaît très franchement certaines causes d'erreur, mais non toujours celles qu'il faudrait : ainsi il croit être souvent au-dessous de la vérité pour ses chiffres de CO² alors qu'en définitive ceux-ci sont généralement trop forts. L'eau, parfois employée dans ces expériences, ne peut être qu'une cause d'erreur en raison de la solubilité des gaz. J'ajoute que la variété des moyens employés, destinés

à se corriger les uns les autres, n'est pas faite pour faciliter la comparaison des résultats.

Enfin SCHUURMANS STEKHOVEN (1920) a utilisé le microspiromètre de KROGH; mais il n'a fait que peu d'analyses et n'en a pas tiré de résultat important.

Ce court exposé montre que les méthodes employées par mes prédécesseurs (SCHUURMANS excepté) ne réunissent pas toutes les garanties de précision ou même d'efficacité que l'on aurait pu attendre au moins des auteurs récents.

J'ai dû m'astreindre, avant de pousser plus loin les recherches, à contrôler et au besoin à corriger ces premiers résultats à l'aide d'une technique précise.

MÉTHODE EMPLOYÉE

L'Escargot dont je désirais connaître les échanges respiratoires était pesé (à 1 milligr. près), puis placé dans un récipient de volume connu (flacon d'Erlenmeyer, ampoule ou ballon), soigneusement fermé à l'aide d'un bouchon de caoutchouc neuf, à travers lequel passait un tube de verre muni à sa partie supérieure d'un robinet rodé. Les jointures avec le caoutchouc étaient, par surcroît de précautions, passées à la gomme-laque et l'étanchéité du système était vérifiée par sa tenue au vide. Les parois du vase avaient été préalablement humectées, l'expérience respiratoire devant être faite dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau. Une précaution doit être prise, que je ne crois pas superflu de rappeler : pour avoir au début une atmosphère normale, il faut éviter de tenir le vase à portée de la respiration de l'expérimentateur. L'expérience commence dès que l'animal a été mis dans le récipient et le bouchon replacé. Toutefois, il

ne faut pas fermer le robinet immédiatement, car les gaz extérieur et intérieur ne sont pas tout de suite à la même température. On doit donc attendre le temps nécessaire à ce que l'équilibre des températures soit réalisé ($\frac{1}{2}$ h. ou 1 h. par exemple); on ferme alors le robinet et on note aussitôt, avec précision, la température et la pression atmosphérique.

Quand on désire que l'expérience prenne fin, on note à l'aide d'un manomètre la surpression ou la dépression à l'intérieur du vase. La dénivellation d'eau, convertie en millimètres de mercure, est ajoutée à la pression atmosphérique du moment (ou soustraite) et l'on a ainsi la pression finale. On note aussi, à ce moment, la température finale.

Le gaz est aussitôt prélevé pour l'analyse. On l'obtient par déplacement mercuriel. Je me suis servi dans ce but d'un système d'ampoules montées, construites pour PAUL BERT (fig. 24). Cet appareil, celui-là même qu'utilisa le célèbre physiologiste bourguignon, permet d'obtenir sous pression la quantité voulue de gaz.

L'ampoule ayant été mise en connexion avec un appareil de LAULANIÉ, le gaz est alors analysé par la méthode de LAULANIÉ-PLANTEFOL.

L'appareil de LAULANIÉ comprend essentiellement un tube finement gradué dans lequel on isole un volume connu de gaz ⁽¹⁾. Le gaz est envoyé ensuite, par les voies séparées d'un grand robinet rodé, dans un laboratoire à potasse où le gaz carbonique est absorbé, puis dans un laboratoire à phosphore où

(1) Le laboratoire de Physiologie de l'Institut Océanographique possède deux de ces appareils. Dans l'un, l'analyseur a 100 cm³, dans l'autre 25 cm³. Ce dernier, construit spécialement pour M. le Professeur PORTIER, répond au besoin fréquent d'analyser de faibles quantités de gaz.

disparaît l'oxygène. Les lectures faites entre temps dans l'analyseur donnent, en définitive, la proportion centésimale des gaz.

On trouvera la description des dispositifs et les détails de cette technique dans un exposé de PLANTEFOL [85].

L'analyse accomplie, on calcule comme suit la consommation d'oxygène, l'émission de gaz carbonique et le quotient respiratoire :

Connaissant le volume du vase (dont il faut retrancher le volume de l'Escargot) et les conditions initiales et finales de température et de pression, on calcule le volume initial et le volume final du gaz par la formule

$$V_0 = V \frac{H}{(1 + \alpha t) 760} \quad (\text{où } H \text{ représente la pression,}$$

t la température et α la constante 0,003670). Connaissant d'autre part les pourcentages initial et final de gaz, on calcule par la même formule les quantités initiale et finale de chacun des gaz (oxygène, azote et gaz carbonique). On a ainsi par différence la quantité disparue d'oxygène et la quantité émise de gaz carbonique, l'azote ne variant pas.

Connaissant enfin le poids de l'Escargot et la durée de l'expérience, on calcule la consommation d'oxygène et l'émission de gaz carbonique par gramme

$$\frac{\text{CO}^3}{\text{O}^2}$$

d'animal et par heure. Le quotient respiratoire

est facilement obtenu.

Ces calculs, fort longs, sont notablement abrégés par les logarithmes et par l'usage des tables de LANDOLT.

La somme considérable de travail que demandent ces expériences et ces calculs est compensée par une grande précision des résultats; je m'en suis bien rendu compte au cours de mes recherches, où je n'ai pas effectué moins de 300 analyses.

RÔLE DE LA COQUILLE. — Avant d'exposer ces résultats, je crois devoir préciser un point de détail : SPALLANZANI (loc. cit. p. 81-83) signale, par des expériences formelles, que la coquille des Escargots respire. Pour cet auteur, il y a dans les coquilles deux substances, l'une terroso-calcaire, l'autre animale, et c'est cette dernière seule qui absorbe l'oxygène. SPALLANZANI ajoute que les vieilles coquilles friables d'*Helix pomatia* ou d'*Helix nemoralis* ont « beaucoup perdu de leur faculté d'absorber de l'oxygène » ; par contre, les coquilles non désorganisées, même si elles ont quelques années, conservent « leur faculté prompte et active d'absorber l'oxygène ».

N'ayant lu aucune allusion à ce sujet dans d'autres auteurs, nous avons recommencé l'expérience de SPALLANZANI ⁽¹⁾ : des fragments de coquille fraîche d'*Helix pomatia* exempts de sang et d'impuretés, et un épiphragme frais ont été placés dans une fiole de 300 cm³. Au bout de cinq jours (29 octobre-3 novembre) l'analyse a donné une composition d'atmosphère identique à celle de l'air. Il faut en conclure que la coquille et l'épiphragme ne respirent pas.

Terminons cette introduction par une dernière remarque : dans nos calculs de respiration, où nous rapportons les échanges à 1 gramme d'Escargot, le poids de la coquille n'est pas déduit du poids d'ani-

(1) Voir P.-H. FISCHER et MARCEL DUVAL [49].

mal indiqué. Il en résulte qu'on ne peut comparer en valeur absolue nos chiffres de respiration d'Escargots avec des chiffres concernant des animaux nus (Limaces, etc.). Prenons un exemple : tel *Arion*, dont nous avons mesuré la respiration du 14 au 16 juin 1926, a consommé 0 cm³,101 d'oxygène par gramme et par heure, le quotient respiratoire étant de 0,83. Tel *Helix aspersa*, de poids analogue, a consommé du 10 au 15 juin de la même année, 0 cm³,020 par gramme de poids total (coquille non déduite) et par heure, le quotient étant de 0,80. Dans ces deux cas, les quotients respiratoires sont comparables, mais non les consommations d'oxygène. Celle de l'*Arion* est en apparence cinq fois plus importante que celle de l'*Helix*. En réalité, si l'on ne tient compte que des parties vivantes, la consommation d'oxygène de l'*Helix* est d'environ 0 cm³,030 par gramme et par heure, c'est-à-dire seulement trois à quatre fois plus faible que celle de l'*Arion*.

CHAPITRE PREMIER

CONDITIONS NATURELLES ET CONDITIONS DU LABORATOIRE INFLUENCE DU JEUNE

§ 1^{er}. — LA RESPIRATION DANS LES CONDITIONS NATURELLES.

Cêmme tous nos prédécesseurs, nous avons fait nos recherches à l'aide d'Escargots conservés au laboratoire, soit en élevage, soit à jeun; c'est d'ailleurs le seul procédé qui permette des recherches suivies. Mais il nous a paru nécessaire de connaître aussi les échanges respiratoires d'animaux fraîchement récoltés dans la nature. Grâce à l'aide de MM. MARCEL DUVAL, MAURICE FONTAINE et N. LEROY, nous avons pu nous procurer ces animaux même pendant la saison d'hiver, durant laquelle ils sont particulièrement difficiles à trouver.

Voici d'ailleurs, à titre d'exemple, nos résultats ⁽¹⁾ :

(1) Voir P.-H. FISCHER et MARCEL DUVAL [49].

TABLEAU 51. — *Helix pomatia* (récoltés en Seine-et-Marne et Seine-et-Oise, ceux de février par un temps doux, ceux d'avril par temps de pluie).

Date de récolte	Date d'expérience	Nombre et qualité des animaux	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ₂ O ₂
15 févr. 26..	15 févr. 26..	1, muré	0 cm ³ ,0104	1,05
15 févr. 26..	15 févr. 26...	1, muré	0 cm ³ ,0198	0,87
20 févr. 26..	27 févr. 26..	1, muré	0 cm ³ ,0105	1,05
20 févr. 26..	27 févr. 26...	1, muré	0 cm ³ ,0105	1,011
26 avril 26..	27 avril 26..	1, actif	0 cm ³ ,025	0,81

TABLEAU 52. — *Helix aspersa* (récoltés à Juvisy et à La Croix de Berny, ceux de février par temps doux, ceux d'octobre par temps humide).

Date de récolte	Date d'expérience	Nombre et qualité des animaux	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ₂ O ₂
4 févr. 26..	5 févr. 26..	2, murés (se réveil- lent en cours d'expérience)	0 cm ³ ,036	0,80
4 févr. 26..	6 févr. 26..	2, d°		0,92
15 févr. 26..	16 févr. 26..	1 muré	0 cm ³ ,019	0,94
18 févr. 26..	18 févr. 26..	4 murés (se réveil- lent)	0 cm ³ ,0236	0,90
19 févr. 26..	19 févr. 26..	1 muré d°	0 cm ³ ,036	0,88
9 oct. 26...	9 oct. 26...	1 actif	0 cm ³ ,044	0,97
15 oct. 26...	15 oct. 26...	4 actifs	0 cm ³ ,044	0,89
16 oct. 26...	16 oct. 26...	4 non murés	0 cm ³ ,020	0,87
16 oct. 26...	16 oct. 26...	1 » » (jeune)	0 cm ³ ,030	0,92

On voit que les Escargots (*Helix pomatia*, *Helix aspersa*) pris dans la nature avec leur épiphragme, c'est-à-dire en état d'hibernation, ont consommé peu d'oxygène (moins de 0 cm³,020 par gramme et par heure à 15°), et que leur quotient respiratoire est élevé, généralement supérieur à 1 chez *Helix pomatia* et un peu inférieur chez *Helix aspersa* dans les exemples étudiés ici.

Les Escargots pris dans la nature en pleine activité, au printemps ou en automne, ont consommé deux fois plus d'oxygène.

§ 2. — CONDITIONS DU LABORATOIRE. ESCARGOTS A JEUN

Au laboratoire, les animaux peuvent être étudiés soit à jeun, soit en élevage. Parlons d'abord d'Escargots à jeun.

A titre d'indication et de comparaison avec les chiffres précédents, nous donnons dans les tableaux ci-dessous quelques exemples de respiration au laboratoire pour des animaux non nourris et inactifs, à 15° environ. Chaque expérience correspond à un seul animal, sauf indication contraire.

TABLEAU 53. — *Helix pomatia* (murés).

Désignation des animaux	Date d'expérience	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ₂
			O ₂
A	13 novembre	0 cm ³ ,0075	0,85
B (4 Escargots en- semble)	15 janvier...	0 cm ³ ,0115	0,61
C	15 janvier...	0 cm ³ ,0231	0,79
D	20 janvier...	0 cm ³ ,015	0,83
E	24 janvier...	0 cm ³ ,021	0,80
	25 janvier...	0 cm ³ ,017	0,91
F	23 janvier...	0 cm ³ ,0101	0,97
	28 janvier...	0 cm ³ ,0108	1,04
G	10 février...	0 cm ³ ,0118	0,90
H	11 février...	0 cm ³ ,0165	0,82
I	24 février...	0 cm ³ ,0125	0,78
J	18 mars.....	0 cm ³ ,0114	1,01
	29 mars.....	0 cm ³ ,0064	0,89

TABLEAU 54. — *Helix pomatia* (non murés, inactifs).

K	2 février...	0 cm ³ ,0261	0,88
	10 mars.....	0 cm ³ ,0234	0,82
L	19 mars.....	0 cm ³ ,0239	0,81
M	18 mars.....	0 cm ³ ,024	0,76
N	30 juin.....	0 cm ³ ,022	0,85
	5 juillet....	0 cm ³ ,022	0,77
O	8 juillet....	0 cm ³ ,021	0,59
	9 juillet....	0 cm ³ ,049	0,88
P	11 juillet....	0 cm ³ ,033	0,77
	14 juillet....	0 cm ³ ,024	0,81
Q	16 juillet....	0 cm ³ ,020	0,73
R	20 juillet....	0 cm ³ ,087	0,41
S	24 juillet....	0 cm ³ ,067	1,01

TABLEAU 55. — *Helix aspersa* (non murés).

A	15 octobre...	0 cm ³ ,0345	0,96
	21 octobre...	0 cm ³ ,020	0,98
B	26 octobre...	0 cm ³ ,021	0,93
C (3 Escargots ensemble)	9 novembre	0 cm ³ ,0202	0,90
D	12 novembre	0 cm ³ ,045	0,93
E (2 Escargots ensemble)	8 février...	0 cm ³ ,033	0,84
	10 février...	0 cm ³ ,0306	0,79
F (2 Escargots ensemble)	16 février...	0 cm ³ ,019	0,82
G (2 Escargots ensemble)	25 février....	0 cm ³ ,0199	0,91
H	2 mars.....	0 cm ³ ,0155	0,86
	15 juin.....	0 cm ³ ,020	0,80
I	21 juin.....	0 cm ³ ,0216	0,81

Plusieurs ordres de faits peuvent être étudiés en se basant sur ces chiffres.

1°) COMPARAISON AVEC LES ESCARGOTS PRIS DANS LA NATURE. — On pourra comparer par exemple les 4 *Helix pomatia* murés pris dans la nature en février (tableau 51) avec les Escargots F, G, H, I du laboratoire (tableau 53); ce sont deux lots bien comparables.

On verra ainsi que la consommation d'oxygène est sensiblement la même dans les deux cas. Les moyennes sont respectivement 0 cm³, 013 par gramme et par heure chez ceux de la nature et 0,012 chez ceux du laboratoire. Par contre, le quotient respiratoire est plus élevé chez les Escargots de la nature (moyenne : 1,0) que pour le lot correspondant du laboratoire (moyenne : 0,90).

Si on fait les moyennes pour *Helix aspersa* (tabl. 55) on constate que les variations ont le même sens. Notons qu'il existe une légère différence d'intensité respiratoire entre *Helix pomatia* et *Helix aspersa* ⁽¹⁾.

2° COMPARAISON D'ESCARGOTS MURÉS ET NON MURÉS. — SCHUURMANS STEKHOVEN a montré, après SPALLANZANI et HESSE, que l'Escargot muré consomme moins d'oxygène que l'Escargot non muré ⁽²⁾. Mes chiffres confirment pleinement cette assertion. Exemple : à une même époque de l'année, la moyenne de consommation d'oxygène pour les Escargots K, L, M,

(1) On admet en général que plus un animal est petit, plus sa respiration relative est grande. Chez les Escargots, cette loi n'est pas aussi nette. On ne trouve pas de différence sensible pour la respiration entre des *Helix pomatia* de 16 gr. et de 24 gr. Les *Helix aspersa* (4 à 6 gr.) semblent respirer un peu plus intensément que les *Helix pomatia*, dans le rapport de 3 à 2 environ.

(2) SCHUURMANS précise : 3 à 4 fois moins. Mais il ne dit pas si les animaux témoins étaient bien immobiles.

non murés, inactifs (tabl. 54) est de 0 cm³,0243 par gramme et par heure; celle des Escargots G, H, I, J, murés (tabl. 53), est de 0 cm³,0117, c'est-à-dire deux fois moindre.

Cette variation se produit presque instantanément lorsqu'on enlève l'épiphragme d'un Escargot muré de respiration connue. SCHUURMANS, en perforant l'épiphragme, constatait au bout de quelques heures une absorption deux fois plus forte d'oxygène. J'ai obtenu un résultat analogue par enlèvement de l'épiphragme. Nous verrons plus loin à quelles causes il faut attribuer cette différence d'intensité respiratoire.

Etudions le quotient respiratoire : il semble un peu plus élevé chez les Escargots murés. Exemple : à une même époque il est de 0,88 en moyenne pour les Escargots G, H, I, J, murés (tabl. 53), et de 0,82 pour les Escargots K, L, M, non murés (tabl. 4). De même, en enlevant l'épiphragme d'un Escargot de respiration connue, je constate que le quotient tombe, par exemple, de 1,01 à 0,92 (*Helix pomatia*, 2 et 5 mars).

Ces chiffres sont bien différents de ceux de M^{me} BELLION (loc. cit., p. 117) qui avait trouvé pour le quotient respiratoire des Escargots murés des chiffres variant entre 0,13 et 0,43. Les dosages de CO² effectués par M^{me} BELLION donnent des chiffres beaucoup trop faibles, certainement erronés. Mes chiffres diffèrent également de ceux de HESSE qui, par une erreur inverse, donne des quotients beaucoup trop forts (0,93 à 1,60). Ces divergences s'expliquent par les techniques employées.

3°) INFLUENCE DE LA SAISON. — Certains auteurs ont attribué à la saison une influence que je ne retrouve nullement. SPALLANZANI émettait l'hypo-

thèse que la respiration serait suspendue pendant l'hiver (loc. cit., p. 154). Sans aller jusque-là, M^{lle} BELLION trouve que l'émission de CO² diminue considérablement en hiver, jusqu'à être parfois indécélable en janvier (loc. cit., p. 113). SCHUURMANS STEKHOVEN, lui, partage l'opinion de SPALLANZANI; l'absorption d'oxygène serait suspendue en hiver, mais il en attribue la cause à la basse température, et non à la saison (loc. cit., p. 34). Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de cette assertion.

Mes chiffres sont en contradiction avec l'hypothèse de SPALLANZANI et avec les chiffres de M^{lle} BELLION. Ainsi que je l'ai dit plus haut, l'intensité de la respiration diminue chez les Escargots murés (donc, en hiver), mais elle reste toujours très mesurable : vers 15°, la consommation d'oxygène la plus basse que nous ayons mesurée est 0 cm³,006 par gramme et par heure; l'émission de CO² est très supérieure à celle qu'indique M^{lle} BELLION. Etant donné le grand nombre de mes mesures et leur concordance, je ne crois pas utile d'insister.

Le quotient respiratoire baisse-t-il au cours de l'hibernation ? Selon M^{lle} BELLION, il baisse continuellement (loc. cit., p. 118); selon HESSE il ne varie pas. Sous cette forme absolue, la question est mal posée ; nous la reprendrons sous une autre forme dans quelques lignes.

En résumé, les faits allégués pour montrer certaines influences de la saison ne sont pas probants.

4°) INFLUENCE DU JEÛNE. — Si on laisse longtemps à jeun des *Helix pomatia* réveillés au cours de leur hibernation (tabl. 54), on ne constate pas de change-

ment appréciable de la consommation d'oxygène ⁽¹⁾, mais le quotient respiratoire baisse fortement. Il me semble plausible d'attribuer ce fait à l'inanition. L'animal, moins riche en réserves hydrocarbonées, aurait recours à l'oxydation des substances protéiques. Le même phénomène se produit au début de l'hiver, comme le montre l'étude que nous avons faite à cet égard sur *Helix aspersa* non muré (tabl. 55). Par contre, chez les animaux murés, qui usent plus lentement leurs réserves hydrocarbonées, le phénomène n'est pas net (*Helix pomatia*, tabl. 53). Ainsi peuvent être conciliés les résultats contradictoires de M^{re} BELLION et de HESSE.

Une partie des questions étudiées dans ce chapitre n'auront toute leur signification que lorsqu'elles auront été envisagées sous un angle différent (Voir en particulier le chapitre sur l'influence de la teneur en eau).

§ 3. — ESCARGOTS NOURRIS.

On sait depuis l'époque de SPALLANZANI que les animaux nourris présentent des oxydations plus fortes. Nous nous bornons ici à donner à titre d'indication ces quelques chiffres :

(1) Les chiffres aberrants que j'ai donnés comme exemple à la fin du tableau 4 (Escargots R et S) indiquent que ces animaux étaient arrivés à leur limite de résistance. La mort est généralement précédée par d'importants désordres respiratoires.

TABLEAU 56

Date	Désignation de l'animal	Oxygène consommé par gr. heure	CO ²
			O ²
24 févr. 1926...	<i>H. pomatia</i> actif, nourri un mois au laboratoire, ayant ingéré du chou avant l'expérience	0 cm ³ ,0435	0,94
27 avril 1926...	<i>H. pomatia</i> actif, fraîche- ment recueilli dans la nature et rejetant des excréments	0 cm ³ ,025	0,81
12 oct. 1926....	<i>H. aspersa</i> actif, frai- chement recueilli dans la nature, rejetant des déjections chlorophyl- liennes	0 cm ³ ,044	0,97

Le quotient respiratoire varie évidemment selon la nature des aliments ingérés; mais on peut voir que ces animaux nourris, présentent une forte consommation d'oxygène.

CHAPITRE II

RÉVEIL ET MOUVEMENT

Nous avons vu que les animaux à qui on enlève l'épiphragme (ce qui détermine d'ailleurs une tendance au réveil) ont une consommation d'oxygène plus forte et un quotient respiratoire en diminution. Il n'est donc pas étonnant que le même phénomène se produise lors du réveil proprement dit. C'est ce que montrent les tableaux 57 à 59 donnant en exemple la respiration de trois *Helix pomatia* avant et après leur réveil naturel.

Mais le réveil est forcément accompagné de mouvements musculaires (reptation, etc.), et il est permis de se demander si ces mouvements ne participent pas à la variation des phénomènes respiratoires. L'influence du mouvement sur la respiration a été étudiée par HESSE, qui concluait (loc. cit., p. 289) que l'intensité respiratoire de l'Escargot n'augmentait guère avec le mouvement. Dans le même mémoire, HESSE rapporte une expérience dont le résultat semble peu conforme à sa première opinion : en entravant l'activité musculaire d'un Escargot à l'aide de fils placés en étoile pour boucher l'ouverture de la coquille, et en fixant la coquille avec de la laque, il constate une diminution respiratoire.

Il est malheureusement très difficile de contrôler et même d'apprécier l'activité musculaire d'un animal pendant l'expérience respiratoire. Voyons néanmoins

les indications des expériences suivantes, au double point de vue du réveil et du mouvement ⁽¹⁾.

TABL. 57. — *Helix pomatia* A. — Influence du réveil et du mouvement sur la respiration.

Date	Oxygène consommé par gr. et par h ^{re}	CO ²	Activité
		O ²	
16 janvier..	0 cm ³ ,023	0,79	muré
17 janvier..	0 cm ³ ,044	0,76	réveillé, actif
18 janvier..	0 cm ³ ,032	0,79	actif par moments

TABLEAU 58. — *Helix pomatia* B.

25 janvier..	0 cm ³ ,017	0,91	muré
28 janvier..	0 cm ³ ,021	0,90	se réveille en cours d'ex- périence
29 janvier..	0 cm ³ ,038	0,88	presque inactif
30 janvier..	0 cm ³ ,051	0,83	actif
31 janvier..	0 cm ³ ,043	0,89	très actif
1 ^{er} février..	0 cm ³ ,033	0,92	inactif
2 février...	0 cm ³ ,026	0,88	activité non notée

TABLEAU 59. — *Helix pomatia* C.

23 janvier..	0 cm ³ ,010	0,97	muré
28 janvier..	0 cm ³ ,011	1,04	muré
5 février..	0 cm ³ ,010	1,01	muré
11 février..	0 cm ³ ,026	0,93	réveillé, très actif
15 février..	0 cm ³ ,025	0,75	très actif
20 février..	0 cm ³ ,022	0,76	activité non notée
24 février..	0 cm ³ ,023	0,80	très actif par moments

(1) Les animaux dont il est question aux tableaux 57 à 61 n'ont pas été nourris.

TABL. 60. — *Helix aspersa* A (2 Escargots ensemble).
Influence du mouvement sur la respiration (1).

Date	Oxygène consommé par gr. et par h ^{re}	CO ²	Activité
		O ²	
6 février..	0 cm ³ ,036	0,80	murés, se réveillent en cours d'expérience; peu actifs
7 février...	0 cm ³ ,034	0,80	inactifs
8 février...	0 cm ³ ,033	0,84	inactifs
11 février...	0 cm ³ ,025	0,83	peu actifs
13 février...	0 cm ³ ,020	0,81	activité non notée
16 février...	0 cm ³ ,025	0,73	peu actifs
20 février..	0 cm ³ ,025	0,85	activité non notée
25 février..	0 cm ³ ,020	0,91	inactifs. Reforment un épiphragme léger

TABLEAU 61. — *Helix aspersa* B
(2 Escargots ensemble).

7 février..	0 cm ³ ,037	0,92	murés, se réveillent en cours d'expérience. Très actifs
8 février..	0 cm ³ ,037	0,93	activité non notée
10 février..	0 cm ³ ,031	0,79	inactifs
13 février..	0 cm ³ ,020	0,90	activité non notée (faible ou nulle)
16 février..	0 cm ³ ,019	0,82	inactifs. Collés aux parois
18 février..	0 cm ³ ,023	0,91	actifs de nouveau

Ces tableaux montrent une certaine influence des mouvements musculaires sur la respiration : la consommation d'oxygène a tendance à augmenter et le

(1) L'influence du réveil proprement dit ne peut guère être étudiée avec l'*Helix aspersa*, car il est difficile de connaître la respiration d'un *H. aspersa* muré : cet animal se réveille presque toujours dès qu'on le met en expérience.

quotient respiratoire baisse. Mais cette influence est parfois masquée ou supprimée.

L'augmentation de consommation et la diminution du quotient qui se produisent au réveil ne sont pas durables : les phénomènes s'inversent au bout de peu de jours (sans revenir toutefois à la respiration de l'Escargot muré). Ainsi la consommation d'oxygène passe par un maximum (mis en relief au tabl. 57), puis elle baisse ⁽¹⁾, non seulement quand l'activité musculaire diminue, mais même dans des cas où l'Escargot continue à ramper activement.

Les variations de la respiration au réveil ne semblent donc pas forcément conditionnées par le mouvement. *La diminution d'intensité de la respiration annonce le retour à une vie ralentie, quelquefois avant même que l'activité musculaire ait cessé, de même que l'augmentation d'intensité de la respiration lors de l'enlèvement de l'épiphragme annonçait d'avance le retour à l'activité.* Tout se passe comme s'il y avait un réveil respiratoire ayant pour conséquence le réveil apparent. Il nous faut maintenant rechercher les causes de ce réveil respiratoire.

(1) Des faits comparables ont été montrés par BOHR chez les Batraciens.

CHAPITRE III

FACTEURS EXTERNES INFLUANT SUR LA RESPIRATION

La conclusion du paragraphe précédent montre combien il est important d'étudier les facteurs physiques susceptibles de faire varier la respiration. Par leur action sur la respiration, ces facteurs conditionnent le réveil et le sommeil.

Nous allons passer en revue quelques-uns de ces facteurs.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE BASSES TEMPÉRATURES

L'influence de la température sur les oxydations est très importante. Elle est d'ailleurs connue, au moins en ce qui concerne les températures supérieures à 0°.

Dès 1846, DELACROIX [26] établit que l'intensité respiratoire de l'Escargot augmentait avec la température. En 1895-97, VERNON précisa que l'émission du CO_2 variait en fonction de la température avec un maximum vers 27°. Le tableau suivant donne une idée des résultats de VERNON. Le CO_2 y est exprimé

en milligrammes émis par kilogramme d'animal et par heure.

Température.	2°	6°	10°	12°5	15°	17°5	20°	22°5	25°	27°5	30°
CO ² émis....	37	53	75	99	116	129	164	176	189	204	188

En 1910, HESSE [61], p. 304, constate que l'émission de CO² et la consommation d'oxygène augmentent avec la température, tandis que le quotient respiratoire baisse. Mais, selon HESSE lui-même, sa courbe de CO² a seule une « pleine validité » ; sur cette validité même, l'auteur laisse encore quelques doutes : il est possible, dit-il, que tout le gaz n'ait pas été mesuré. Dans ces conditions, l'établissement d'un quotient respiratoire semble un peu hasardeux.

SCHUURMANS STEKHOVEN, en 1920, étudie la consommation d'oxygène à 10-11° d'une part, à 25° d'autre part; en comparant entre eux des animaux murés et non murés à ces deux températures, il constate qu'il y a trois fois plus d'oxygène consommé à 25° qu'à 10°.

En somme, tous ces résultats sont concordants et correspondent à ce que l'on pouvait attendre en ce qui concerne la consommation d'oxygène et l'émission de CO².

Je l'ai d'ailleurs vérifié par un certain nombre d'expériences effectuées les unes dans une glacière à + 4° environ, les autres à diverses températures avec des animaux aussi comparables que possible ⁽¹⁾. Les moyennes de ces mesures ont été établies pour chaque température. Mes résultats précisent ou rectifient sur quelques points les données de mes prédécesseurs :

1° L'influence de la température est particulière-

(1) Toutes mes mesures ont été effectuées de janvier à mai, à l'exception de celles faites à 20°, qui sont de juin-juillet.

ment netté sur les animaux murés, qui sont moins accessibles que les autres à diverses causes de variation (en particulier la teneur en eau).

2° Il ne se confirme nullement que les Écargots aient un quotient respiratoire d'autant plus élevé que la température est plus basse. En réalité, il arrive que le quotient soit d'autant plus élevé que la consommation est plus faible, ce qui n'est pas la même chose. Au contraire, si l'on place brusquement un animal au froid son quotient peut baisser (voir tabl. 59, 60, 62).

3° L'ordre de grandeur des oxydations à diverses températures est précisé. Il varie assez largement suivant les individus.

On trouvera à la fin de ce chapitre les mesures qui justifient ces affirmations (tabl. 66 et 67),

Si, au lieu d'établir des moyennes, on étudie l'influence des variations de température en expérimentant sur un même animal, on constate des faits analogues. On se rend compte, en outre, que la variation respiratoire provoquée par le changement de température est IMMÉDIATE. C'est ce que montrent ces exemples :

TABLEAU 62. — *Helix pomatia* A (muré).
Influence de la température sur les oxydations.

Dates	Température	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO_2
			O_2
20 janvier.....	14°5	0 cm ³ ,0101	0,97
23 janvier.....	14°5		
23 janvier.....	14°9	0cm ³ ,0108	1,04
28 janvier.....	16°6		
28 janvier.....	4°	0 cm ³ ,0023	1,01
29 janvier.....	4°		
30 janvier.....	5°	0 cm ³ ,0023	0,92
3 février.....	4°		
3 février.....	14°	0 cm ³ ,0100	1,01
5 février.....	14°4		

TABLEAU 63. — *Helix pomatia* B (muré).

23 février.....	14°4	0 cm ³ ,0125	0,78
24 février.....	14°4		
27 février.....	3°5	0 cm ³ ,0029	0,62
4 mars.....	4°		
5 mars.....	13°2	0 cm ³ ,0158	0,65
6 mars.....	13°4		
6 mars.....	5°	0 cm ³ ,0029	0,77
13 mars.....	4°5		
17 mars (1).....	13°1	0 cm ³ ,024	0,76
18 mars.....	12°9		

(1) Réveillé le 15 mars.

TABLEAU 64. — *Helix pomatia* C (muré).
Influence de la température sur les oxydations.

Dates	Température	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ² — O ²
27 février.....	15°	0 cm ³ ,0105	1,05
1 ^{er} mars.....	13°8		
1 ^{er} mars.....	14°1	0 cm ³ ,0095	0,95
2 mars.....	14°4		
3 mars.....	4°	0 cm ³ ,0012	1,13
14 mars.....	5°		
16 mars.....	13°9	0 cm ³ ,0114	1,01
18 mars.....	12°4		

TABLEAU 65. — *Helix aspersa* D (muré).

10 novembre.....	13°8	0 cm ³ ,045	0,93
11 novembre.....	13°9		
12 novembre.....	5°5	0 cm ³ ,006	0,78
1 ^{er} décembre.....	4°		

RESPIRATION AUX BASSES TEMPÉRATURES

SPALLANZANI (loc. cit., p. 154), se basant sur ses analyses eudiométriques, croyait pouvoir affirmer que les échanges respiratoires des Escargots étaient totalement suspendus au dessous de 0°. Cette opinion, que partage GASPARD, n'a pas été contestée à ma connaissance, et se trouve au contraire confirmée par les expérimentateurs les plus récents : SCHUURMANS STEKHOFEN l'admet formellement [95], p. 34.

J'ai repris cette question en m'aidant du réfrigérateur électrique qui, réglable à volonté, permet d'opé-

rer dans des conditions uniformes et prévisibles. Mes expériences ont porté sur *Helix pomatia* ⁽¹⁾.

Expérience A. — Un Escargot muré est placé dans le réfrigérateur, dont la température oscille lentement et régulièrement entre — 4°5 et 0°. Au bout de trois semaines, je le mets en expérience ⁽²⁾ dans un ballon de 280 cm³, toujours au réfrigérateur. L'expérience respiratoire dure 44 jours (18 décembre-31 janvier) au bout desquels le gaz est prélevé à basse température et analysé. Il résulte de l'analyse que la consommation d'oxygène a été de 0 cm³,00056 par gramme et par heure, et le quotient respiratoire de 1,06, pour une température oscillant entre — 4°5 et 0°. Après l'expérience, j'enlève l'épiphragme pour m'assurer que l'animal est bien vivant ⁽³⁾.

Expérience B. — Pour obtenir une température plus constante j'ai employé le dispositif suivant : j'ai placé dans le réfrigérateur un cristallisoir contenant de l'eau et portant à sa partie inférieure une tubulure fermée par un simple bouchon de liège. Le ballon destiné à l'expérience respiratoire, alourdi par quelques anneaux de plomb, a été plongé dans l'eau encore liquide du cristallisoir. Au moment de la prise en glace, une partie de l'eau s'est écoulée par la fermeture non étanche de la tubulure, diminuant ainsi la pression sur les parois du ballon qui, autrement, risquaient d'être brisées. Un thermomètre pris dans la glace donnait la température (fig. 22) ⁽⁴⁾. Un *Helix*

(1) Il est à noter que SPALLANZANI opérait sur *Helix nemoralis* L., *H. lusitanica* L., etc., et SCHUURMANS sur *Helix pomatia* L.

(2) Bien entendu, toutes les précautions sont prises pour que l'équilibre des gaz soit réalisé avant la fermeture du robinet.

(3) La même précaution sera prise dans les expériences suivantes.

(4) Contrairement à ce qu'on pourrait conclure en observant la figure 22, le niveau de la glace atteignait au moins le bouchon de caoutchouc du ballon.

pomatia muré, vivant depuis deux mois dans le réfrigérateur, fut alors mis en expérience dans le ballon. L'expérience respiratoire dura 58 jours (5 février-4 avril), durant lesquels le thermomètre marqua cons-

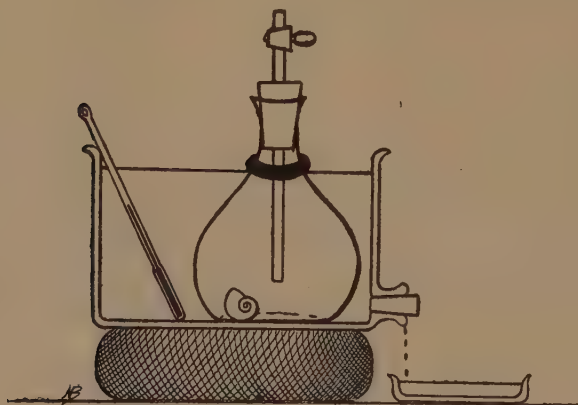


FIG. 22. — Respiration à basse température.

tamment -2° à -3° . J'admets que cette température était celle de l'intérieur du ballon. L'analyse a montré que la consommation d'oxygène était de $0\text{ cm}^3,00022$ et le quotient respiratoire de 1,53.

Expérience C. — J'enlève leur épiphragme à trois *Helix pomatia* vivant depuis plusieurs mois dans le réfrigérateur; ces animaux sont ensuite placés dans un ballon entouré de glace pilée. L'expérience respiratoire dure 13 jours (12-25 juillet) et la température de la glace pilée oscille entre -1° et -2° . La consommation d'oxygène est alors de $0\text{ cm}^3,00091$, le quotient 0,73.

Les oxydations, ainsi qu'on le voit, ne sont pas totalement suspendues à -2° . Le seront-elles à une plus basse température ? La question semble insoluble,

puisque dès -5° ou -6° on arrive à la température à laquelle le corps se congèle effectivement, qui est en même temps la limite de température compatible avec la vie ⁽¹⁾. L'Escargot congelé respire-t-il ? J'ai mis en expérience trois *Helix pomatia* murés dans un ballon plongé lui-même dans un mélange réfrigérant de glace et de Na Cl renouvelé trois fois par jour. L'expérience a duré 13 jours (11-24 juillet). La température oscillait entre -5° (température initiale et finale) et -10° . L'analyse montra une consommation d'oxygène de 0 cm³,00012 et un quotient de 4,97.

L'excès du gaz carbonique provient évidemment de combustions antérieures à l'expérience. Quant à la faible proportion d'oxygène disparu, elle ne correspond pas forcément à des oxydations normales. Elle peut avoir été simplement dissoute à la fin de l'expérience dans les liquides des animaux morts : car, bien entendu, aucun de ces trois Escargots n'est revenu à la vie.

En somme, et si l'on s'en tient aux expériences faites à -2° ou -3° , on peut conclure que LA RESPIRATION DE L'*Helix pomatia* A CETTE TEMPÉRATURE EST FAIBLE, MAIS MESURABLE. LE QUOTIENT EST GÉNÉRALEMENT ÉLEVÉ. LES OXYDATIONS SONT PLUS SENSIBLES ET LE QUOTIENT PLUS BAS LORSQU'ON ENLÈVE L'ÉPIPHRAGME.

L'ENSEMBLE de nos expériences sur l'influence de la température est résumé dans les tableaux suivants.

(1) Voir P.-H. FISCHER [48].

TABLEAU 66. — Influence de la température
sur les oxydations.

Température	<i>Helix pomatia</i>				<i>Helix aspersa</i> (non murés)	
	murés		non murés		Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ² O ²
	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ²	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ²		
		O ²		O ²		
— 2°	0 cm ³ ,00022 0 cm ³ ,00056	1,53 1,06	0 cm ³ ,00091	0,73		
+ 4°	0 cm ³ ,0012 0 cm ³ ,0023 0 cm ³ ,0023 0 cm ³ ,0029 0 cm ³ ,0029	1,13 1,01 0,92 0,77 0,62				
13°	0 cm ³ ,006 0 cm ³ ,011 0 cm ³ ,016	0,89 1,01 0,65	0 cm ³ ,019 0 cm ³ ,023 0 cm ³ ,024 0 cm ³ ,024 0 cm ³ ,024 0 cm ³ ,025	0,92 0,82 0,81 0,76 0,75 0,84	0 cm ³ ,013 0 cm ³ ,019 0 cm ³ ,020 0 cm ³ ,020 0 cm ³ ,025	1,30 0,82 0,90 0,81 0,83
14°	0 cm ³ ,009 0 cm ³ ,010 0 cm ³ ,010 0 cm ³ ,010 0 cm ³ ,012 0 cm ³ ,012 0 cm ³ ,016 0 cm ³ ,020	0,95 1,05 1,05 1,01 0,90 0,78 0,82 0,87	0 cm ³ ,022 0 cm ³ ,026 0 cm ³ ,032 0 cm ³ ,043	0,76 0,93 0,88 0,94	0 cm ³ ,015 0 cm ³ ,020 0 cm ³ ,023 0 cm ³ ,023 0 cm ³ ,025 0 cm ³ ,025 0 cm ³ ,031 0 cm ³ ,033 0 cm ³ ,043	0,86 0,91 0,91 0,78 0,85 0,73 0,79 0,84 0,90
15°	0 cm ³ ,010 0 cm ³ ,011 0 cm ³ ,015 0 cm ³ ,017 0 cm ³ ,021	1,01 0,61 0,83 0,91 0,80	0 cm ³ ,010 0 cm ³ ,022 0 cm ³ ,025 0 cm ³ ,026 0 cm ³ ,031	0,97 0,80 0,81 0,92 0,85	0 cm ³ ,020 0 cm ³ ,021 0 cm ³ ,034 0 cm ³ ,037 0 cm ³ ,037	0,80 0,81 0,80 0,93 0,92

16°	0 cm ³ ,010	0,88			0 cm ³ ,034	0,96
	0 cm ³ ,011	1,04			0 cm ³ ,044	0,97
	0 cm ³ ,023	0,79			0 cm ³ ,044	0,89
17°			0 cm ³ ,026	0,88		
			0 cm ³ ,031	0,87		
			0 cm ³ ,032	0,79		
			0 cm ³ ,033	0,92		
			0 cm ³ ,038	0,88		
			0 cm ³ ,043	0,89		
			0 cm ³ ,044	0,76		
20°			0 cm ³ ,020	0,73		
			0 cm ³ ,021	0,59		
			0 cm ³ ,022	0,85		
			0 cm ³ ,022	0,77		
			0 cm ³ ,024	0,81		
			0 cm ³ ,033	0,77		
			0 cm ³ ,049	0,88		
			0 cm ³ ,067	1,01		
			0 cm ³ ,083	0,43		

TABLEAU 67. — Moyennes des mesures du tableau 16.

Température	<i>Helix pomatia</i>				<i>Helix aspersa</i> (non murés)	
	murés		non murés		Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ₂
	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ₂	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ₂		
		O ₂		O ₂		O ₂
— 2°	0 cm ³ ,00039	1,30	0 cm ³ ,00091	0,73		
4°	0 cm ³ ,0023	0,89				
13°	0 cm ³ ,011	0,85	0 cm ³ ,023	0,82	0 cm ³ ,019	0,93
14°	0 cm ³ ,012	0,93	0 cm ³ ,031	0,88	0 cm ³ ,026	0,84
15°	0 cm ³ ,015	0,83	0 cm ³ ,023	0,87	0 cm ³ ,030	0,85
16°	0 cm ³ ,015	0,90			0 cm ³ ,041	0,94
17°			0 cm ³ ,035	0,85		
20°			0 cm ³ ,035	0,76		

CONCLUSIONS

La température a sur les oxydations de l'Escargot une très forte influence, particulièrement régulière sur les Escargots murés, qui sont moins accessibles que les autres aux causes diverses de variation.

En dessous de 0°, les oxydations sont faibles, mais toujours mesurables.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DES GAZ DE L'AIR

§ 1^{er}. — ACCUMULATION D'ANHYDRIDE CARBONIQUE

Dans nos expériences, le CO² provenant de la respiration peut s'accumuler jusqu'à constituer un pourcentage parfois élevé de l'atmosphère. Cette accumulation de CO² est accompagnée d'une variation des échanges respiratoires, ainsi que le montrent les expériences suivantes, effectuées avec des *Helix aspersa* non murés :

TABLEAU 68. — *Helix aspersa* A (4 Escargots ensemble)

Date	Pourcentage final de CO ²	O ² consommé par gr. et par h ^{re}	CO ² émis par gr. et par h ^{re}	CO ²
				O ²
15-16 octobre.	5,0	0 cm ³ ,044	0 cm ³ ,039	0,89
16-21 octobre.	11,30	0 cm ³ ,021	0 cm ³ ,019	0,89
21-22 octobre.	4,08	0 cm ³ ,039	0 cm ³ ,038	0,99
23 oct.-2 nov..	16,40	0 cm ³ ,015	0 cm ³ ,0135	0,89
2-17 novembre	20,70	0 cm ³ ,012	0 cm ³ ,012	1,00

Dans la dernière expérience de cette série (2-17 novembre), l'oxygène a été presque entièrement utilisé par les Escargots ⁽¹⁾. Il y avait dans l'enceinte, au début de l'expérience, 101 cm³,3 d'oxygène. A la fin,

(1) D'après SPALLANZANI, l'oxygène n'est pas entièrement épuisé par la respiration de l'Escargot.

il n'en restait que 0 cm³,58. Plus de 99,4 % de l'oxygène avait donc disparu. A la fin de l'expérience, les quatre animaux étaient inertes, mais deux d'entre eux se sont ranimés aussitôt, et un autre au bout d'une heure de séjour à l'air; le quatrième était mourant ou mort. — Remarquons que, dans cette expérience, les oxydations ont probablement cessé avant la fin; j'ai pourtant été forcé de tenir compte de toute la durée de l'expérience pour établir les chiffres exprimant les échanges par unité de temps.

TABEAU 69. — *Helix aspersa* B (3 Escargots ensemble)

Date	Pourcentage final de CO ²	O ² consommé par gr. et par h ^{re}	CO ²
			O ²
5-9 novembre.....	7,42	0 cm ³ ,20	0,90
9-12 novembre.....	5,84	0 cm ³ ,23	0,85

TABEAU 70. — *Helix aspersa* C (2 Escargots ensemble)

21-25 février.....	4,6	0 cm ³ ,020	0,91
26 févr.-3 mars....	12,72	0 cm ³ ,018	0,83

TABEAU 71. — *Helix aspersa* D (3 Escargots ensemble)

18 févr.-3 mars....	12,00	0 cm ³ ,024	0,90
3-9 mars.....	18,8	0 cm ³ ,014	0,94

TABEAU 72. — *Helix aspersa* E (3 Escargots ensemble)

12-13 mars.....	6,66	0 cm ³ ,023	0,81
13-21 mars.....	22,2	0 cm ³ ,006	1,14
25 mars.....	2,52	0 cm ³ ,013	1,30

Dans ces expériences, les Escargots pouvaient être

incommodés jusqu'à devenir totalement inertes, mais ils se ranimaient rapidement au contact de l'air.

CONCLUSIONS. — Deux ordres de faits résultent de ces chiffres :

1°) Contrairement à ce qui se passe chez les animaux supérieurs, les Escargots peuvent utiliser presque tout l'oxygène du milieu. — Dans une de mes expériences, ils ont utilisé jusqu'à 99,4 % de l'oxygène qui leur était offert. Le reliquat d'oxygène inutilisé correspondait à une tension partielle de :

$$(754,5 - 12,7) \times 0,12$$

100

soit 0,89 mm. de mercure seulement. Une observation analogue a été faite par PAUL BERT [9], p. 244, pour la respiration d'une Grenouille dans l'eau.

2°) En présence d'un excès de gaz carbonique (ou d'un déficit d'oxygène), la consommation d'oxygène diminue ⁽¹⁾, ainsi que l'émission de gaz carbonique ; le quotient respiratoire augmente. Un certain décalage peut se produire dans le temps pour l'émission du gaz carbonique, ce qui n'a rien de surprenant.

La variation respiratoire est surtout sensible pour des teneurs finales de CO² supérieures à 12 %. Nous avons fait une autre série d'expériences, non relatées ici, dans lesquelles la proportion finale de CO² n'atteignait pas 4 %. Dans ces conditions, les variations du pourcentage ne semblent pas influencer beaucoup sur les échanges respiratoires.

(1) HESSE [61], p. 331, avait déjà constaté un fait de cet ordre.

§ 2. — VARIATION EXPÉRIMENTALE DE LA TENSION
PARTIELLE D'OXYGÈNE.

Pour étendre et préciser les résultats obtenus par l'accumulation d'anhydride carbonique, nous avons fait toute une série d'expériences où l'atmosphère initiale offerte à l'Escargot était non plus de l'air, mais un mélange des gaz de l'air en proportions variées. Ces expériences ont trait principalement à l'influence de la tension d'oxygène sur les échanges respiratoires.

MÉTHODE EMPLOYÉE

Ce genre d'expérience est assez méticuleux, la difficulté étant de connaître exactement la composition initiale du gaz, qui ne peut être déterminée que de façon indirecte, soit par un témoin, soit par le calcul.

J'utilise des *Erlenmeyer* à deux accès : d'une part, l'orifice supérieur fermé par un bouchon muni d'un robinet et d'un tube descendant bien au fond du flacon; d'autre part, une tubulure latérale à laquelle est adapté un second robinet. Le volume de l'enceinte est mesuré à l'eau. J'utilise également des ampoules à bouchon rodé, ayant deux accès commandés par deux robinets. L'étanchéité des enceintes est éprouvée par la tenue au vide.

Avant l'expérience, l'enceinte où sera placé l'animal est mise en communication avec une ampoule à deux robinets qui servira de témoin (fig. 23).

L'animal est alors placé dans son vase, contenant de l'air ordinaire. Puis, sans attendre, l'atmosphère voulue lui est fournie.

Supposons qu'il s'agisse d'oxygène pur. Je fais

passer à travers les deux vases un courant d'oxygène provenant d'une bombe; lorsque je juge que l'air initial a été complètement expulsé, je ferme les robinets en m'arrangeant de façon à ce que l'oxygène se trouve en surpression dans le vase. Puis, à l'aide de l'am-

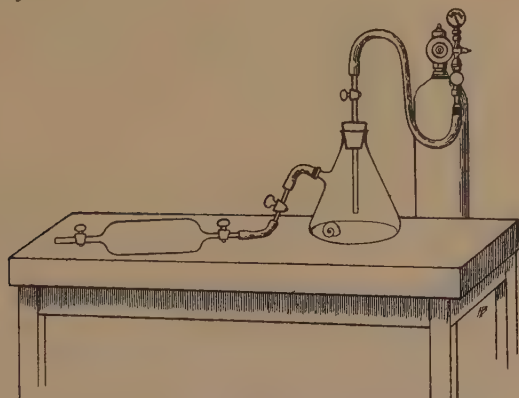


FIG. 23. — Respiration dans un gaz donné.

poule à mercure de PAUL BERT, je brasse l'ensemble du gaz contenu dans le système formé par le vase d'expérience et l'ampoule témoin. Lorsque le brassage est jugé suffisant, j'interromps la communication entre les deux appareils. Il ne reste plus qu'à rétablir dans chacun d'eux la pression atmosphérique : l'excès de gaz s'échappe en ouvrant le robinet une seconde, au bout d'un temps suffisant pour que l'équilibre de température des gaz ait pu s'établir.

Tandis que l'expérience respiratoire se poursuit, l'ampoule témoin est alors analysée. J'admets que sa composition est identique à celle de l'atmosphère initiale offerte à l'Escargot.

Supposons maintenant qu'il s'agisse de mélanger telle quantité d'oxygène à telle quantité d'air. Au

début de mes recherches, je préparais des ampoules de volume connu contenant de l'oxygène pur, puis je les mettais en communication entre elles et avec le vase d'expérience, contenant son volume d'air. Enfin, je brassais longuement le système (jusqu'à 15 à 20 fois de suite), à l'aide de l'appareil de PAUL BERT. A la suite de quelques mécomptes, j'ai dû renoncer à ce procédé : malgré mes efforts, le brassage était souvent imparfait, et je n'étais jamais sûr que l'analyse des ampoules témoin puisse me renseigner avec assez d'exactitude sur la composition du gaz dans le vase d'expérience.

J'ai adopté finalement des procédés consistant à injecter un volume déterminé de gaz (ou d'air) en surpression dans l'air ou le gaz du vase d'expérience; l'excès de pression était supprimé, au bout d'un temps assez long, par l'ouverture rapide du robinet. Par le calcul, j'établissais le pourcentage théorique de ce gaz initial.

L'injection du gaz se faisait par déplacement au mercure. Je me suis servi de l'appareil de PAUL BERT de la façon suivante : le volume de l'ampoule fixe ayant été mesuré à l'eau et des repères établis, je mets en connexion le récipient contenant le gaz à injecter avec cette ampoule fixe, qui est pleine de mercure, robinet fermé. Puis j'abaisse l'ampoule mobile de l'appareil jusqu'au repère voulu; le vide mercuriel se produit dans l'ampoule fixe. Par ouverture du robinet, le gaz passe dans cette ampoule. Je ferme le robinet et je relève l'ampoule mobile; le gaz se trouve comprimé dans l'ampoule fixe. L'appareil est alors mis en connexion avec le vase d'expérience, où le gaz est injecté par la pression du mercure (fig. 24). Connaissant le volume du gaz injecté, le volume du vase et le volume

de l'espace nuisible situé entre les deux robinets, je calcule la composition du mélange gazeux.

Me basant sur le même principe, je me suis servi aussi de l'analyseur gradué de l'appareil de LAULANIÉ,

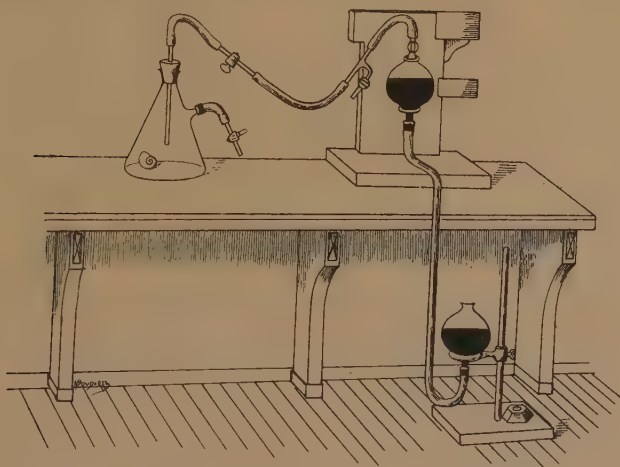


FIG. 24. — Dispositif pour l'étude des mélanges gazeux.

dont l'ampoule à mercure me permettait d'injecter des quantités connues de gaz dans le vase d'expérience.

Ces opérations, qu'il fallait parfois répéter un grand nombre de fois, étaient très longues, mais elles m'ont donné des résultats précis : je m'en suis rendu compte expérimentalement par l'analyse d'un témoin, après un brassage de près d'une demi-heure; les chiffres de l'analyse étaient identiques à ceux calculés théoriquement.

Toutefois, une difficulté subsiste : le dosage au LAULANIÉ d'oxygène pur ou presque pur n'est pas possible. On sait qu'en présence de fortes teneurs d'oxygène l'absorption par le phosphore ne se fait

plus bien; mais, même si elle se faisait parfaitement, il y aurait toujours en fin d'analyse un reliquat de gaz que l'on peut amener encore au contact de l'eau du laboratoire à phosphore, mais non plus au contact du phosphore nécessairement recouvert par l'eau; il est donc impossible de savoir si ce reliquat contient de l'oxygène. Nous verrons plus loin que cette difficulté peut être tournée. D'ailleurs elle n'existe plus dès qu'il y a une teneur sensible d'azote. Elle n'existe pas non plus pour le gaz carbonique, puisque la potasse est absorbante par sa surface liquide.

La médiocre absorption par le phosphore pour de fortes teneurs d'oxygène (30 à 60 % par exemple) rend les analyses très longues. On arrive néanmoins, avec beaucoup de patience, à épuiser l'oxygène. Pour prouver que les résultats sont valables, je donne un exemple :

Je mélange :

219 cm ³ d'air contenant (théo-	{	CO ² :	0 cm ³ ,077
riquement)		O ² :	45 cm ³ ,694
		N ² :	173 cm ³ ,229

et 238 cm ³ d'oxygène de la	{	CO ² :	0 cm ³ ,468 (1)
bombe, contenant		O ² :	237 cm ³ ,532

Soit 457 cm ³ de gaz contenant	{	CO ² :	0 cm ³ ,545
(théoriquement)		O ² :	283 cm ³ ,226
		N ² :	173 cm ³ ,229

Dans l'analyseur de LAULANIÉ, dont le volume est : 25 cm³,45, ce pourcentage théorique serait ainsi converti :

CO² : 0 cm³,030

O² : 15 cm³,773

N² : 9 cm³,647

(1) A l'analyse, le gaz de cette bombe donnait un peu de CO₂.

Le gaz était réparti entre une ampoule d'expérience et une ampoule témoin, dans lesquelles il avait subi un brassage extrêmement long.

L'analyse de l'ampoule témoin me donna les chiffres suivants :

CO² : 0 cm³,04

O² : 15 cm³,76

N² : 9 cm³,65

La comparaison de ces chiffres avec les précédents permet de dire que *tout* l'oxygène a été absorbé à l'analyse, bien qu'il entre pour 62 % dans la composition du mélange.

RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

Mes expériences peuvent se ranger en catégories, selon la composition du gaz initial. Dans les tableaux qui vont suivre, j'ai porté en regard des échanges le pourcentage du gaz et la tension partielle initiale de l'oxygène. La tension partielle a été calculée ainsi : soit h la pression atmosphérique au début de l'expérience, a la tension maxima de la vapeur d'eau ⁽¹⁾ à la température de l'expérience, P le pourcentage initial d'oxygène; la tension partielle de l'oxygène est égale à

$$(h - a) \times P$$

100

en millimètres de mercure.

1°) MÉLANGES RICHES EN CO². — En offrant à l'Escargot un mélange initial riche en CO², on obtient les mêmes résultats que par l'accumulation progressive de ce gaz. Un seul exemple suffira :

(1) Toutes nos expériences respiratoires sont faites dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau.

TABLEAU 73. — *Helix pomatia* (5 Escargots ensemble, non murés).

Date	Gaz initial	Tension partielle initiale d'oxygène	CO ₂ émis par gr. et par heure	O ₂ consommé par gr. et par heure	CO ₂ — O ₂
23-24 juillet.....	CO ₂ 42,93 %	86,99 mm de Hg	0 cm ³ ,039	0 cm ³ ,016	2,44
24 juillet.....	air	152,96 mm de Hg	0 cm ³ ,038	0 cm ³ ,008	4,30

A la fin de la première expérience (23-24 juillet), il y avait 50 % de CO_2 ; les Escargots, quoique vivants, étaient plus ou moins inertes. La seconde expérience (24 juillet), commencée dans l'air, fut très courte : l'atmosphère finale contenait seulement 0,3 % de CO_2 . Cela n'a pas empêché que la consommation d'oxygène, en baisse par suite de la première expérience, continue à diminuer. L'un des cinq Escargots mourut d'ailleurs dans la suite. Le fort quotient respiratoire est dû au décalage bien connu entre la consommation de l'oxygène et l'émission du gaz carbonique (1).

2°) ANIMAUX PLACÉS DANS L'AZOTE. — Placés dans l'azote, les Escargots ne pourraient vivre longtemps. Mais ils survivent à des expériences de durée limitée (2 ou 3 jours) qui nous permettront de faire certaines constatations concernant la respiration.

Expérience A. — Deux *Helix aspersa* ont été étudiés au point de vue de leur respiration normale (16-21 octobre, voir tabl. 74), puis placés dans une ampoule à bouchon rodé de 200 cm^3 dans laquelle on a fait passer un courant d'azote provenant d'une bombe. Au bout de deux jours d'expérience (21-23 octobre), l'analyse du gaz de l'ampoule a montré une émission de CO_2 un peu moindre que l'émission normale, mais encore très appréciable (0 cm^3 , 014 par gramme et par heure). Les animaux étaient intertes à la fin de l'expérience, mais ils se sont ranimés à l'air.

Remis en expérience dans l'air normal (23-25 octobre), ces deux Escargots ont manifesté une sorte

(1) On trouvera au tableau 74 (p. 146) un exemple tout à fait typique de ce fait, mis en lumière déjà par SPALLANZANI et par WILLIAM EDWARDS.

d'avidité d'oxygène : consommation horaire plus forte que leur consommation ordinaire et baisse considérable du quotient respiratoire.

Replacés dans l'azote, cette fois pendant trois jours (25-28 oct.), les mêmes Escargots ont émis environ 0 cm³,011 de CO² par gramme et par heure. A la fin, ils étaient complètement inertes, mais ils se sont encore ranimés à l'air.

Enfin, ils ont été remis une dernière fois en expérience dans l'air normal (28-30 oct.), confirmant les précédents résultats.

Ces expériences peuvent être ainsi résumées :

TABLEAU 74. — *Helix aspersa* (2 Escargots ensemble, non murés).

Dates	Gaz initial	CO ² émis par gr. et par h ^{re}	O ² consommé par gr. et par heure	CO ² O ²
16-21 octobre.	air	0 cm ³ ,017	0 cm ³ ,020	0,87
21-23 octobre.	azote	0 cm ³ ,014		
23-25 octobre.	air	0 cm ³ ,017	0 cm ³ ,030	0,58
25-28 octobre.	azote	0 cm ³ ,011		
28-30 octobre.	air	0 cm ³ ,025	0 cm ³ ,040	0,62

Il est à noter, pour les deux expériences faites dans l'azote, que le gaz initial ne contenait aucune trace de CO_2 . Par contre, il y avait une très faible proportion d'oxygène (environ 0,4 %), que les animaux n'utilisèrent pas. Cette proportion correspond, dans nos expériences, à une tension partielle un peu inférieure à 3 mm. de mercure:

Expérience B. — Un autre *Helix aspersa*, dont on a mesuré la respiration normale, est placé dans un mélange gazeux contenant 96,27 % d'azote et 3,73 % d'oxygène, la tension partielle de l'oxygène étant de 27 mm. 98.

L'expérience dure 14 jours; pendant les huit derniers jours, l'Escargot est dans un état lamentable : les tentacules flasques, le manteau gonflé, il paraît mort. Il suffira pourtant de dix minutes de séjour à l'air pour que les mouvements du pneumostome reprennent. L'analyse finale montre que l'oxygène a été utilisé, sauf un reliquat de 0,20 %, dont la tension partielle est d'environ 1,45 mm. de mercure.

TABLEAU 75. — *Helix aspersa* (non mure).

Dates	Gaz initial	Tension partielle initiale d'oxygène	CO ₂ émis par gr. et par h ^{re}	O ₂ consommé par gr. et par heure	CO ₂ O ₂
15-21 octobre.....	air	154,69 mm. Hg	0 cm ³ ,020	0 cm ³ ,020	0,98
21-26 octobre.....	air	152,48 mm. Hg	0 cm ³ ,019	0 cm ³ ,021	0,93
26 oct.-8 nov.....	azote à 3,73 % d'O ₂	27,98 mm. Hg	0 cm ³ ,015	0 cm ³ ,010	1,51

3°) ATMOSPHÈRES SUROXYGÉNÉES. — J'ai fait un certain nombre d'expériences dans des mélanges d'air et d'oxygène et dans l'oxygène d'une bombe. Aucune de ces expériences n'a paru incommoder les Escargots qui y étaient soumis.

Un *Helix pomatia* A de respiration connue est mis en expérience (18-19 juillet) dans l'oxygène d'une bombe dont la composition est la suivante : O^2 99,85 % ; CO^2 0,15 %. Puis, après une expérience dans l'air ordinaire, il est placé de nouveau dans de l'oxygène de cette bombe (20-21 juillet). D'après ce que j'ai dit plus haut (p. 141), il n'est pas possible d'évaluer par l'analyse directe au *Laulanié* la consommation d'oxygène dans un milieu trop riche en oxygène, lorsqu'on emploie comme absorbant le phosphore. Mais, connaissant par le calcul les volumes initial et final du gaz, connaissant par l'analyse le CO^2 initial et final, je pourrai calculer l'oxygène par différence à condition que le gaz de la bombe ne contienne pas d'azote. Or, c'est justement le cas, ainsi que j'ai pu le vérifier par des analyses de mélanges gazeux.

A la suite de la seconde expérience dans l'oxygène pur, l'Escargot est placé dans une atmosphère ayant la composition initiale suivante : O^2 55,52 % ; CO^2 0,04 % ; N^2 44,44 % (21-22 juillet). Enfin le 22 juillet, dans une dernière expérience, j'offre à l'animal une atmosphère initiale ainsi composée : O^2 21,41 % ; CO^2 3,46 % ; N^2 75,13 %.

Les oxydations réalisées par l'Escargot dans ces divers milieux sont résumées dans le tableau suivant :

TABLEAU 76. — *Helix pomatia* A (non muré, inactif).

Dates	Gaz initial	Tension partielle initiale d'oxygène	CO ₂ émis par gr. et par h. ^{re}	O ₂ consommé par gr. et par heure	CO ₂ O ₂
16-17 juillet.....	air	152,36 mm. de Hg	0 cm ³ ,044	0 cm ³ ,036	1,20
17-18 juillet.....	air	151,74 —	0 cm ³ ,046	0 cm ³ ,041	1,10
18-19 juillet.....	oxygène	721,75 —	0 cm ³ ,040	0 cm ³ ,016	2,48
19-20 juillet.....	air	153,21 —	0 cm ³ ,044	0 cm ³ ,059	0,83
20-21 juillet.....	oxygène	730,86 —	0 cm ³ ,033	0 cm ³ ,058	0,57
21-22 juillet.....	O ₂ 55,52 %	405,52 —	0 cm ³ ,037	0 cm ³ ,062	0,59
22 juillet.....	O ₂ 21,41 % et CO ₂ 3,46 %	149,34 —	0 cm ³ ,064	0 cm ³ ,116	0,49

On voit que dans l'oxygène les oxydations diminuent d'abord, puis augmentent considérablement, avec un certain retard. Les variations de l'émission de CO^2 sont naturellement en retard par rapport aux variations de la consommation d'oxygène, et leur amplitude est plus ou moins neutralisée par la succession des expériences. C'est ce qui provoque les variations énormes du quotient respiratoire. Mais, si l'on tient compte du décalage en question, la signification de ces chiffres de CO^2 apparaît très clairement dans le sens que j'indiquais plus haut.

La consommation d'oxygène sous l'influence d'une atmosphère suroxygénée arrive à un taux que nous n'avions pas rencontré jusqu'alors et se traduit par une forte dépression finale dans le vase d'expérience. Une augmentation aussi considérable que celle que nous signalons devait être vérifiée par d'autres expériences. Les deux exemples suivants montrent qu'il faut en admettre la réalité.

TABEAU 77. — *Helix pomatia* B (non mure).

Dates	Gaz initial	Tension partielle initiale d'oxygène	CO ₂ émis par gr. et par h ^{re}	O ₂ consommé par gr. et par heure	CO ₂ — O ₂
22 juillet.....	Oxygène	732,15 mm. de Hg	0 cm ³ ,028	0 cm ³ ,040	0,70
22-23 juillet.....	{ O ₂ 61,97 % CO ₂ 0,12 % //	456,82 —	0 cm ³ ,028	0 cm ³ ,212	0,13
23 juillet.....	air	153,03 —	0 cm ³ ,056	0 cm ³ ,046	1,21

TABEAU 78. — *Helix pomatia* A et B ensemble.

24 juillet.....	{ O ₂ 36,24 % CO ₂ 0,07 % }	265,97 mm. de Hg	0 cm ³ ,057	0 cm ³ ,175	0,33
-----------------	--	------------------	------------------------	------------------------	------

Ainsi qu'on le voit, l'accroissement de la tension partielle d'oxygène provoque un accroissement considérable des oxydations, au moins jusqu'à un certain maximum qui se trouve au-dessus de 450 mm. de mercure. Des faits analogues ont été observés pour des animaux à respiration aquatique par HÉE et BONNET [60], M^{lle} RAFFY [94], etc., ainsi que par FONTAINE [54] dans le cas de la compression. Mais, pour les animaux aériens, on admettait souvent la généralité de la loi de PFLÜGER, selon laquelle les oxydations seraient réglées non par la quantité d'oxygène offerte, mais par les besoins des tissus. L'exemple de l'Escargot montre que cette loi, certainement valable pour les homéothermes, n'a pas une signification générale.

§ 2. — SOUS QUELLE TENSION L'OXYGÈNE
EST-IL NORMALEMENT UTILISÉ PAR L'ESCARGOT

L'Escargot *non muré* utilise l'oxygène sous sa tension normale, dans les limites des variations barométriques et hygrométriques. Sans doute y a-t-il dans le poumon une stagnation de gaz carbonique susceptible d'abaisser légèrement cette tension, mais on sait qu'une partie de la respiration, chez les Mollusques, se fait par la peau.

Chez l'Escargot *muré*, une stagnation du CO² dans la chambre de l'épiphragme est vraisemblable. Voyons en quoi consiste le gaz de cette chambre.

SPALLANZANI analysa ce gaz chez *Helix lusitanica*. Il rompa l'épiphragme (un épiphragme épais, imperméable à l'air selon SPALLANZANI) « dans l'appareil pneumatique à mercure » et constatait que le gaz obtenu était de même composition que l'air en

décembre et en février; en avril, par contre, ce gaz contenait de 4 à 6 « degrés » de CO^2 (loc. cit., p. 205).

GARNAULT [55], p. 37-38, fit analyser par DUPETIT le gaz « du poumon » de *Cyclostoma* obtenu par écrase-

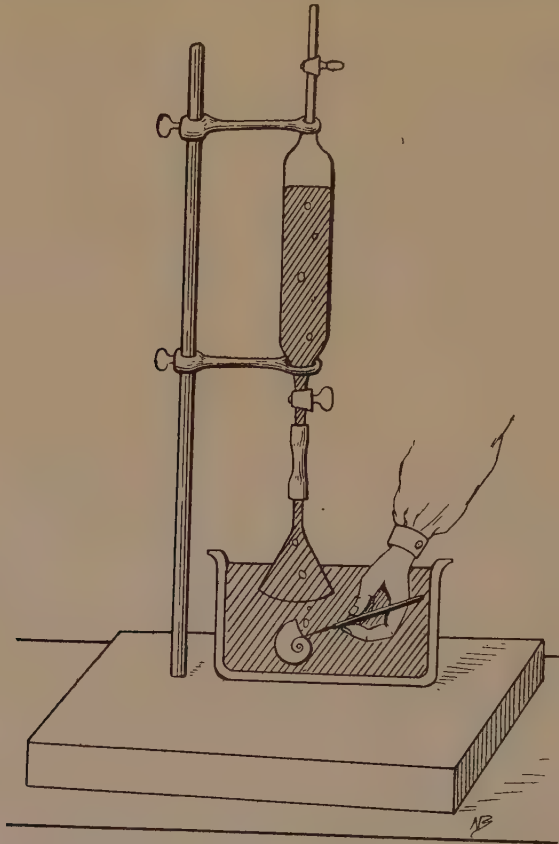


FIG. 25. — Prélèvement du gaz de la chambre de l'épiphragme.

ment. Pour des animaux placés à sec depuis deux mois, le gaz comprenait $1/19^{\circ}$ de CO^2 et $1/6^{\circ}$ d'oxygène.

J'ai fait moi-même plusieurs analyses concernant

ce gaz chez *Helix pomatia*; je le prélevais de la façon suivante : une ampoule à deux robinets, maintenue verticalement, était mise en connexion avec un entonnoir renversé baignant par sa partie élargie dans le mercure d'un cristalliseur. Ampoule et entonnoir étaient remplis de mercure, le robinet supérieur restant seul fermé (fig. 25). Je tenais alors les Escargots sous le mercure, en face de l'ouverture de l'entonnoir, et j'enlevais leurs épiphragmes ; par bulles, le gaz s'accumulait dans l'ampoule (1).

Voici les teneurs en CO_2 observées pour des conditions variées d'expérience.

TABLEAU 79. — *Helix pomatia*. Teneur en CO_2 du gaz de la chambre.

Dates	Teneurs en CO_2	Désignation des expériences
22 février.....	0,23 %	9 Escargots, coquille ayant été en libre communication avec l'atmosphère
15 février.....	0,88 %	12 Escargots, ayant été longtemps enveloppés dans du papier fort
14 mars.....	4,1 %	6 Escargots, extérieur verni à la gomme-laque 16 jours avant l'expérience

En somme, dans ces expériences de laboratoire, le pourcentage de CO_2 dans la chambre est encore très faible à une époque proche du réveil (à moins de vernir la coquille et l'épiphragme).

Mais, dans la nature, il peut en être autrement. Les

(1) Chez de gros *Helix pomatia*, il y a en moyenne 15 cm³ de ce gaz dans la chambre de l'épiphragme.

diffusions sont certainement ralenties dans le sol où les animaux sont enterrés, et ce sol lui-même peut être riche en CO_2 .

On doit donc admettre que, normalement, l'Escargot qui s'est enterré utilise l'oxygène sous une tension moindre que la tension ordinaire. Il en est de même chez bien des animaux, ainsi que l'ont montré les recherches classiques sur l'air alvéolaire des Mammifères et les recherches plus récentes de M. PORTIER et de ses élèves sur différents Invertébrés (gaz des fourmilières, cocons de *Bombyx*, etc.). Ces faits, joints à d'autres considérations, ont permis à M. PORTIER [88] d'émettre l'idée d'une influence du gaz carbonique sur le métabolisme, confirmée par les recherches de M. MAYER.

En ce qui concerne l'Escargot, la tension d'oxygène n'est pas absolument comparable à celle de l'air alvéolaire des animaux supérieurs, dont elle ne doit pas avoir la constance. Ses variations contribuent à expliquer les différences respiratoires constatées entre les Escargots murés et non murés.

CONCLUSIONS

Les faits principaux établis dans ce chapitre peuvent être ainsi résumés :

1°) LES OXYDATIONS AUGMENTENT AVEC LA TENSION D'OXYGÈNE DE FAÇON CONTINUE JUSQU'À UN MAXIMUM.

2°) LE MAXIMUM DES OXYDATIONS SE PRODUIT À UNE TENSION D'OXYGÈNE TRÈS SUPÉRIEURE À LA TENSION NORMALE.

3°) LA TENSION MINIMA À PARTIR DE LAQUELLE L'OXYGÈNE N'EST PLUS UTILISÉ VARIE SELON LES INDIVIDUS.

ELLE SE TROUVE AU VOISINAGE DE 1 A 3 mm. DE MERCURE (*Helix aspersa*).

Ces résultats sont un exemple des grandes différences qui existent au point de vue de la respiration entre les Invertébrés et les animaux supérieurs.

Les recherches de CUÉNOT [20], DHÉRE [27], BEGEMANN [6], ont montré que le rôle de l'hémocyanine comme réservoir d'oxygène est beaucoup moindre que celui de l'hémoglobine, la courbe de dissociation de l'oxyhémocyanine baissant continuellement quand la tension de l'oxygène diminue.

NITZESCU et COSMA [81] admettent d'autre part que le liquide circulant de l'Escargot représente un système tampon plus faible que le seul sérum du Lapin au point de vue de l'équilibre acido-basique ⁽¹⁾.

Nos expériences montrent bien que les oxydations de l'Escargot, au lieu d'être soumises comme celles de Mammifères à de puissants mécanismes régulateurs, sont au contraire étroitement conditionnées par certaines influences physiques.

(1) Voir aussi PANTIN et HOGGEN [82].

CHAPITRE V

FACTEURS INTERNES

L'influence des facteurs physiques que nous avons étudiés jusqu'ici est sans doute considérable, mais elle ne suffit pas à expliquer certaines variations très fortes de la respiration qui peuvent se produire en dehors d'elle. C'est que d'autres influences s'exercent, tenant aux conditions internes de l'animal lui-même.

INFLUENCE DE LA TENEUR EN EAU

Nous aurions pu étudier parmi les facteurs externes l'influence de l'humidité de l'air sur les oxydations et nous aurions sans doute trouvé qu'elle est appréciable ⁽¹⁾; mais cette influence n'est pas directe : la vapeur d'eau extérieure peut modifier rapidement la teneur en eau des tissus de l'Escargot, et c'est probablement par ce changement interne qu'elle s'exerce finalement sur la respiration.

C'est cette considération qui a orienté notre recherche vers l'étude de la teneur en eau.

L'influence de l'eau sur les oxydations a été étudiée surtout par A. MAYER et L. PLANTEFOL; dans leurs expériences sur les Mousses, ces auteurs ont constaté qu'à partir d'une certaine teneur en eau des tissus les

(1) C'est l'opinion d'OTTO HESSE (1910).

oxydations croissent progressivement avec l'hydratation, puis, au delà d'un maximum, décroissent tandis que croît l'hydratation.

L'Escargot n'est pas particulièrement favorable à ce genre d'expérience; il présente d'emblée, au point de vue qui nous intéresse, plusieurs différences avec les Mousses.

1° Tandis que chez les Mousses les oxydations sont pratiquement nulles jusqu'à une certaine hydratation, il n'en est pas de même chez l'Escargot, dont les oxydations sont toujours sensibles.

2° Chez les Mousses, on peut faire varier l'hydratation dans une large mesure sans inconvénient. La marge de variation est beaucoup plus faible chez l'Escargot, où elle oscille tout au plus entre 75 et 90 % d'eau (parties molles). Dans les expériences d'hydratation, l'animal rejette rapidement tout excès d'eau; d'autre part, une dessiccation trop poussée tue l'Escargot.

Malgré ces différences et ces difficultés, nous avons pu faire sur l'Escargot des observations intéressantes concernant l'influence de l'eau.

Nous savons que les variations du poids correspondent dans une certaine mesure à des variations de teneur en eau. On pourra donc, dans certains cas, étudier par expériences successives les échanges respiratoires d'un même animal dont les variations de poids seront soigneusement notées. A la fin de la série d'expériences, l'animal sera sacrifié et sa teneur en eau sera déterminée selon la technique détaillée plus haut. Connaissant la teneur en eau finale des parties molles, le poids de la coquille et le résidu sec, on calcule, en se reportant aux poids successifs, les teneurs en eau successives. En regard de ces teneurs en eau,

on porte les valeurs des échanges respiratoires correspondants.

TABL. 80. — *Helix pomatia* A (muré).

Dates	Poids total	Pourcentage d'eau (parties molles)	Oxygène consommé par gr. et par heure	$\frac{CO_2}{O_2}$
27 février...	21 gr. 540	80,24	0 cm ³ 0105	1,05
1 ^{er} mars...				
1 ^{er} mars...	21 gr. 540	80,18	0 cm ³ 0095	0,95
2 mars.....	21 gr. 498			
18 mars.....	21 gr. 266	79,87	0 cm ³ 0064	0,89
29 mars.....	21 gr. 250			

TABL. 81. — *Helix pomatia* B (non muré).

24 février...	25 gr. 189	87,16	0 cm ³ 043	0,94
27 février...				

TABL. 82. — *Helix pomatia* C (non muré).

27 avril.....	25 gr. 528	85,67	0 cm ³ 025	0,81
1 ^{er} mai.....	24 gr. 728			
1 ^{er} mai.....	24 gr. 669	85,38	0 cm ³ 031	0,87
5 mai.....	24 gr. 362			
7 mai.....	24 gr. 041	86,00	0 cm ³ 032	0,88
8 mai.....	25 gr. 154			
8 mai.....	25 gr. 154	85,95	0 cm ³ 025	0,84
10 mai.....	25 gr. 085			
10 mai.....	29 gr. 581 ⁽¹⁾	88,69	0 cm ³ 023	0,81
14 mai.....	25 gr. 259	86,08		
14 mai.....	29 gr. 735 ⁽¹⁾	88,76	0 cm ³ 019	0,80
19 mai.....	25 gr. 011	85,89		
2 juin.....	24 gr. 616	85,24	0 cm ³ 022	0,80
7 juin.....	24 gr. 269			

⁽¹⁾ Après immersion; l'eau acquise lors de cette immersion est rejetée assez rapidement.

TABL. 83. — *Helix aspersa* D (non muré).

Dates	Poids total	Pourcentage d'eau (parties molles)	Oxygène consommé par gr. et par heure	CO ₂ O ₂
6 février...	8 gr. 915	88,24	0 cm ³ 037	0,92
7 février...	8 gr. 915			
7 février...	8 gr. 915	88,13	0 cm ³ 037	0,93
8 février...	8 gr. 850			
8 février...	8 gr. 850	90,05	0 cm ³ 030	0,79
10 février...	10 gr. 198			
10 février...	10 gr. 198	89,46	0 cm ³ 020	0,90
13 février...	9 gr. 732			
13 février...	9 gr. 732	89,64	0 cm ³ 019	0,82
16 février...	9 gr. 884			
16 février...	9 gr. 884	89,94	0 cm ³ 023	0,91
18 février...	10 gr. 115			
18 février...	9 g. 825	89,58	0 cm ³ 023	0,86
21 février...				

TABL. 84. — *Helix aspersa* E (non muré).

23 février...				
25 février...	6 gr. 592	88,38	0 cm ³ 043	0,90
26 février...	7 gr. 814 (1)			
27 février...	7 gr. 127	89,63	0 cm ³ 036	0,83
27 février...	7 gr. 127			
1 ^{er} mars...	6 gr. 893	89,01	0 cm ³ 031	0,88

Ces expériences permettent d'établir les faits suivants :

1° A UNE HYDRATATION DE 80 %, LA RESPIRATION EST MOINS ACTIVE QU'A UNE HYDRATATION DE 85-90 %.

Ainsi que je l'ai établi plus haut, si l'on compare des Escargots murés et non murés, les premiers ont

(1) Après immersion.

une respiration moins active (p. 115) et une plus faible teneur en eau (p. 68). Il est permis de rapprocher ces deux faits et de penser que l'hydratation⁽¹⁾ est la cause, ou l'une des causes des différences respiratoires observées.

Cette hypothèse est confirmée par la comparaison que nous avons faite de la respiration et de la teneur en eau chez les Escargots A (muré) d'une part, et B, C, D, E (non murés) d'autre part. Il en résulte qu'un Escargot dont les parties molles contiennent environ 80 % d'eau a une consommation d'oxygène au moins deux fois plus faible que les Escargots contenant 85 à 90 % d'eau.

2° SI CHEZ UN ESCARGOT PEU RICHE EN EAU (80 % PAR EXEMPLE), IL SE PRODUIT UNE DÉSHYDRATATION, CELLE-CI EST ACCOMPAGNÉE D'UNE DIMINUTION DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE; L'HYDRATATION PRODUIT UN RÉSULTAT INVERSE.

L'influence de la déshydratation sur l'intensité respiratoire est bien visible chez l'Escargot A (tableau 80). Nous avons trouvé d'autre part des résultats analogues en pratiquant la déshydratation expérimentale d'Escargots murés (*Helix pomatia*, *Helix aspersa*, tabl. 85 et 86). Un dessiccateur (P_2O_5) est placé dans le milieu et renouvelé à chaque expérience respiratoire. La perte d'eau, d'abord assez sensible, se ralentit au bout de quelques jours. La baisse de l'intensité respiratoire est nette. Remarquons toutefois que dans le cas de l'Escargot F (tableau 85), elle n'est pas durable. Dans ces expériences, les teneurs en eau n'ont pas été déterminées avec précision; mais, étant donné qu'il s'agit d'animaux murés et, comme saison, de février-mars,

(1) Lorsque des animaux sont mis en expérience après rejet de l'épiphragme, ils se trouvent forcément dans une atmosphère humide, nécessitée par la technique même de l'expérience respiratoire. Il peut alors se produire une plus ou moins grande hydratation des tissus.

on peut admettre sans risque d'erreur que leur teneur en eau était inférieure à 84 ou 83 %.

TABLEAU 85.

Helix pomatia F (muré). Deshydratation par P_2O_5 .

		Poids final	Oxygène consommé par gr. et par heure	$\frac{CO_2}{O_2}$
7-11 février..	sans dessiccateur.	16 gr. 072	0 cm ³ 016	0,82
11-16 février..	avec P_2O_5	14 gr. 865	0 cm ³ 013	0,86
16-21 février..	—	14 gr. 700	0 cm ³ 014	0,81
21-26 février..	—	14 gr. 562	0 cm ³ 014	0,80
26 fév.-4 mars.	—	14 gr. 402	0 cm ³ 015	0,73

TABLEAU 86.

Helix aspersa G (muré). Deshydratation par P_2O_5 .

16-19 février	sans dessiccateur.	5 gr. 314	0 cm ³ 019	0,94
19-22 février	avec P_2O_5	5 gr. 285	0 cm ³ 021	0,91
22-26 février	—	5 gr. 199	0 cm ³ 015	0,90
26 fév.-4 mar.	—	5 gr. 126	0 cm ³ 010	0,86
4-10 mars..	—	5 gr. 058	0 cm ³ 012	0,85

Les expériences inverses des précédentes (Escargots murés, hydratés par immersion) donnent au contraire une augmentation de la consommation d'oxygène. Exemples :

TABLEAU 87.

Helix pomatia H. Hydratation par immersion (1).

15-16 janv....	muré.	23 gr. 45 (épiphr. 0 gr. 39 compris).	0 cm ³ 023	0,75
16-17 janv...	hydraté avant l'expérience.	24,90 (épiphr. non compr.)	0 cm ³ 044	0,76

(1) Les poids indiqués sont les poids initiaux.

TABLEAU 88.
Helix pomatia I. Hydratation par immersion:

		Poids initial	Oxygène consommé par gr. et par heure	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$
24-25 janv..	muré.	20 gr. 824 (épi phr. 0 gr. 349 pris).	0 cm ³ 017	0,91
29-30 janv..	hydraté avant l'expérience.	25,401 (épip. non compr.)	0 cm ³ 051	0,83
30-31 janv..		24 gr. 994	0 cm ³ 043	0,89
31 janvier au 1 ^{er} février..		24 gr. 707	0 cm ³ 033	0,92

3° UNE HYDRATATION DÉPASSANT 88 % EST ACCOMPAGNÉE AU CONTRAIRE D'UNE DIMINUTION DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE.

C'est ce qui résulte de nos tableaux 82, 83 et 84 (Escargots C, D, E). La diminution de la consommation d'oxygène peut se produire avec un certain retard, et persiste quelque temps même si l'hydratation cesse; puis, les échanges reviennent à peu près à ce qu'ils étaient. Chez l'Escargot D, la consommation d'oxygène est de 0 cm³,037 par gramme et par heure pour une hydratation de 88 %, et seulement de 0 cm³,023 pour une hydratation de 90 %.

4° LE QUOTIENT RESPIRATOIRE BAISSÉ, soit immédiatement, soit avec un peu de retard, lorsqu'il se produit une hydratation sensible, ou (chez les Escargots à faible teneur en eau) une deshydratation.

CONCLUSION

A. MAYER et L. PLANTEFOL ont montré dans les recherches citées plus haut que, chez les Mousses, l'intensité des oxydations augmentait avec l'hydratation jusqu'à un maximum, puis diminuait si l'hydratation continuait à augmenter. Nos observations montrent qu'il en est de même chez l'Escargot : à 80 % d'eau, on est en deçà du maximum; à 88 %, on est au delà. Vers 85-86 %, les variations de la teneur en eau ne semblent pas influencer sérieusement sur la consommation d'oxygène. On est donc, à cette teneur, bien près du maximum (au moins chez l'Escargot à jeun).

Il était intéressant d'étendre à un organisme animal les faits établis pour les Mousses, et dont la portée générale avait été pressentie par les auteurs.

CHAPITRE VI

AUTRES FACTEURS INTERNES

LE GLUCOSE

Quelle que soit l'importance de l'eau pour la respiration, il ne faut pas négliger la recherche d'autres influences possibles.

On sait que les substances de réserve (glycogène, graisses) sont plus ou moins désintégréées à certains moments de la vie de l'Escargot : les travaux de BARFURTH, YUNG, M^{lle} DEFLANDRE, M^{lle} BELLION, HESSE, etc. ont précisé sur plusieurs points les modalités de ces phénomènes.

M^{lle} BELLION a ainsi établi que, dans la période précédant immédiatement le réveil (mars ou avril), la teneur en glycogène du foie diminue, tandis que le pouvoir réducteur augmente considérablement dans les tissus. Dans le foie, par exemple, le pourcentage de glucose ⁽¹⁾ peut être triplé, décuplé même, à ce moment, alors qu'il est à peu près constant pendant tout le reste de l'année (loc. cit., p. 90).

M^{lle} BELLION, qui s'en tenait à la théorie de l'*auto-narcose carbonique* de RAPHAËL DUBOIS, n'a pas tiré

(1) Il s'agit bien de glucose : M^{lle} BELLION l'a vérifié par l'observation des cristaux de phénylglucosazone (loc. cit., p. 84). Le sucre du sang de l'Escargot a été étudié également, en particulier par SEILLIÈRE, COUVREUR, M^{lle} BELLION, QUAGLIARELLO, etc.

parti de son observation, mais il est permis de se demander si cette formation intense de glucose n'est pas en corrélation avec le réveil. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que, chez la Marmotte, DWORKIN et FINNEY [39] ont obtenu le réveil expérimental par injection de glucose ⁽⁴⁾.

Comment le glucose provoquerait-il le réveil ?

J'ai voulu voir si l'injection d'une certaine quantité de glucose serait suivie chez l'Escargot d'une augmentation des échanges respiratoires ⁽²⁾.

Dans mes expériences, le glucose a été administré extérieurement, pour éviter les inconvénients traumatiques qui altèrent fortement la respiration. Le glucose était en solution à 5 gr. 5 pour 100 cm³ d'eau distillée. L'injection était faite soit directement dans la cavité palléale, soit entre la coquille et le manteau par un petit orifice pratiqué dans la coquille. Toute blessure était évitée, aucun tissu n'était lésé. L'animal n'absorbait pas toujours tout le liquide, et pouvait en rejeter une partie, entraînée avec du mucus par les mouvements du pied et du manteau, partie dont le volume était ensuite mesuré. Pour éviter les mouvements musculaires, une armature de fils de laiton était confectionnée autour de l'ouverture de la coquille; puis l'expérience respiratoire commençait. En voici un exemple :

(1) Inversement, la torpeur expérimentale a été obtenue chez la Marmotte par l'insuline, qui détermine une hypoglycémie.

(2) Sur la corrélation de la glycolyse et de la respiration, voir O. WARBURG [106].

TABL. 89. — *Helix pomatia* (non mûré).
Injection de solutions de glucose.

Dates	Glucose offert avant expérience	O ² consommé par gr. et par heure	CO ² — O ²
30 juin-5 juillet	Pas d'injection.	0 cm ³ 022	0,77
5-8 juillet...	Pas d'injection.	0 cm ³ 021	0,59
8-9 juillet...	1 cm ³ de solution, dont une partie est rejetée.	0 cm ³ 043	0,80
9-10 juillet...	1 cm ³ de solution, dont 0 cm ³ 3 rejetés	0 cm ³ 057	0,84
10-11 juillet...	Pas d'injection.	0 cm ³ 037	1,15
11-12 juillet...	2 cm ³ 5 de solution, dont 1 cm ³ 5 rejetés	0 cm ³ 031	1,54

Ces expériences montrent une augmentation respiratoire importante, mais non durable. La courbe des oxydations a tout à fait la même allure que celle que j'ai trouvée au moment du réveil naturel (voir p. 121, tabl. 57 et suivants), confirmant une courbe analogue de BOHR chez les Batraciens.

L'accroissement de la respiration est plus considérable ici que dans mes précédentes expériences d'hydratation, puisque les oxydations sont presque triplées, et je suis tenté de l'attribuer à l'action du glucose.

Toutefois, il ne faut pas oublier qu'en même temps que le glucose, de l'eau a été offerte à l'animal. On ne pouvait d'ailleurs agir autrement, car le mucus aurait aggloméré à l'extérieur tout corps présenté à l'état solide. Il n'est même pas certain que le glucose ait bien pénétré dans l'organisme. On ne pouvait songer à s'en

assurer, car le résultat, quel qu'il soit, n'aurait pas été absolument probant : du glucose peut exister dans le sang indépendamment de toute injection. D'autre part l'absence de glucose, bien que plus convaincante, n'aurait pas été décisive pour conclure à la non-pénétration. On sait en effet que la glycogénèse peut s'effectuer très rapidement aux dépens de glucose injecté ⁽¹⁾.

Ainsi, tout en admettant comme possible une action directe du glucose sur les oxydations, je n'apporte pas de preuve formelle en faveur de ce fait.

Par contre, d'après ce que j'ai établi au précédent chapitre, je considère comme probable une action indirecte sur la respiration : la glycolyse est forcément accompagnée d'une mise en liberté d'eau dans l'organisme, et il doit en résulter chez l'animal hibernant, qui est pauvre en eau, une réhydratation ayant pour conséquence l'accroissement des oxydations. Inversement, la glycogénèse, en immobilisant une certaine quantité d'eau, doit être à l'origine d'une diminution des oxydations.

Je ne puis donc m'empêcher de rapprocher les trois faits suivants :

1° Une glycolyse intense se produit juste avant le réveil. Une certaine quantité d'eau a donc été libérée.

2° Les oxydations augmentent à ce moment.

3° Les oxydations diminuent dans la suite, précisément au moment où il est vraisemblable que la glycogénèse se soit effectuée.

Tout ce que je connais de la respiration des Escargots s'accorde d'ailleurs avec mon hypothèse, qui n'est qu'une conséquence logique de l'influence des teneurs en eau sur la respiration.

(1) Les récentes recherches de M. LOEPER, A. LEMAIRE et A. MOUGEOT [75] le montrent dans le cas du cœur chez l'escargot,

CHAPITRE VII

GLUCOSE ÉVOLUÉ

DE WURMSER ET GELOSO

WURMSER et GELOSO [108] ont fait connaître qu'une solution de glucose évolué à l'abri de l'air en présence de soude devient une « solution active » présentant un équilibre d'oxydo-réduction, et ils pensent que cette substance peut exister dans les cellules, où elle tendrait à donner au milieu un potentiel d'oxydo-réduction correspondant à $rH_2 = 8$, à 20° .

Il était tout indiqué de rechercher si ce *glucose évolué*, dont les propriétés physico-chimiques sont différentes de celles du glucose normal, n'avait pas aussi des effets physiologiques différents de ceux du glucose.

Des expériences ont déjà été faites, qui permettent de répondre à cette question par l'affirmative. EDOUARD FISCHER-PIETTE [50, 51] a pu ralentir la croissance de cultures de tissus dans des solutions de glucose évolué (1).

De mon côté, j'ai recherché l'influence que pouvaient avoir les solutions actives sur la respiration. Par injections pratiquées dans les mêmes conditions que précédemment, je suis arrivé aux résultats suivants :

(1) Les recherches de Plotz [86] attribuent également au glucose évolué des propriétés physiologiques particulières.

TABL. 90. — *Helix pomatia* A (non muré).
Injection de solution active non diluée.

Dates	Injection avant expérience	O ² consommé par gr. et par heure	CO ² —— O ²
12-14 juillet...	Pas d'injection.	0 cm ³ 024	0,81
14-16 juillet...	Pas d'injection.	0 cm ³ 020	0,73
16-17 juillet...	1 cm ³ injecté, dont 0 cm ³ 8 rejetés.	0 cm ³ 011	1,76
17-18 juillet...	Pas d'injection.	0 cm ³ 056	0,52

Les oxydations ont donc subi d'énormes fluctuations malgré la faible quantité de solution active absorbée.

L'animal A ayant été incommodé par l'injection, je donne un autre exemple, dans lequel l'Escargot ne semble pas avoir souffert :

TABL. 91. — *Helix pomatia* B (non muré).
Injection de solution active non diluée.

19-20 juillet...	Pas d'injection.	0 cm ³ 085	0,42
20-21 juillet...	1 cm ³ 5 injectés, dont rien n'est rejeté.	0 cm ³ 047	1,05
22-23 juillet...	1 cm ³ , dont 0 cm ³ 25 sont rejetés.	0 cm ³ 044	1,04

Si nous employons comme témoin une solution de Tyrode isotonique de la solution de glucose évolué, l'injection aura un effet tout différent, rappelant l'effet des injections d'eau glucosée.

TABL. 92. — *Helix pomatia* C (non muré).
Injection de Tyrode isotonique.

Dates	Injection avant expérience	O ² consommé par gr. et par heure	CO ² O ²
9-11 juillet...	Pas d'injection.	0 cm ³ 033	0,77
11-12 juillet...	1 cm ³ 3, en partie rejetés.	0 cm ³ 059	0,63
12 juillet.....	2 cm ³ 5, dont 1 cm ³ 1 rejetés.	0 cm ³ 021	1,44

J'ai obtenu des résultats analogues en expérimentant sur des Grenouilles de respiration connue; j'ai pris deux *Rana temporaria* femelles, aussi comparables que possible. Par injection dans les sacs lymphatiques j'ai offert à l'une du glucose évolué, à l'autre du Tyrode isotonique. Leurs oxydations ont varié pour ces deux expériences dans le même sens que chez l'Escargot :

TABL. 93. — *Rana temporaria* A.
Injection de Tyrode isotonique.

2 janvier.....	Pas d'injection.	0 cm ³ 095	0,69
3 janvier.....	1 cm ³ dont rien n'est perdu.	0 cm ³ 120	0,57 †

TABL. 94. — *Rana temporaria* B.
Injection de glucose évolué.

2 janvier....	Pas d'injection.	0 cm ³ 160	0,76
3 janvier....	1 cm ³ dont rien n'est perdu.	0 cm ³ 109	0,66

CONCLUSION

On voit que l'injection d'une quantité même minime de glucose évolué entraîne une forte réaction physiologique, se traduisant d'abord par la diminution brusque des oxydations, qui sont réduites de moitié.

Dans certaines expériences, j'ai obtenu après injection de glucose évolué une émission de CO_2 plus faible que la normale, correspondant aux oxydations antérieures, mais en outre un excès d'oxygène. Il y aurait peut-être, dans certaines conditions, libération de l'oxygène des tissus par l'action de ces solutions actives.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

PREMIÈRE PARTIE. — VIE RALENTIE ET VIE ACTIVE

L'Escargot hibernant sécrète un épiphragme qui l'isole du monde extérieur et dont le rôle physiologique est important. L'épiphragme est étudié ici à divers points de vue, en particulier au point de vue de sa structure (formes de cristallisation du calcaire, variables suivant les espèces) et de sa perméabilité à l'air; l'air passe non seulement à travers l'épiphragme, mais même à travers la coquille.

Les conditions de l'entrée en sommeil sont ensuite examinées. J'en conclus que le processus physiologique déterminant la formation de l'épiphragme en automne résulte d'un rythme acquis et n'est pas sous la dépendance de facteurs simples.

Le réveil, au contraire, peut se produire à une saison quelconque; l'action de conditions simples suffit à le provoquer. Les plus importantes de ces conditions sont la température et l'humidité, dont l'influence était connue; mais d'autres facteurs favorisent le réveil : je signale en particulier la diminution de la tension d'oxygène, la lumière, etc...

Pendant l'hibernation, les mouvements musculaires ne sont pas absolument abolis.

On peut comparer à bien des points de vue la vie ralentie et la vie active. Dans la première partie de mon travail, je me borne à donner quelques indications sur le sang et le suc digestif (volume total, propriétés physico-chimiques), réservant pour la seconde et la troisième parties l'étude de deux fonctions physiologiques qui m'ont semblé particulièrement importantes : l'hydratation et la respiration.

SECONDE PARTIE

LES VARIATIONS DE LA TENEUR EN EAU

La teneur en eau des tissus pouvant exercer une influence considérable sur l'activité vitale, j'en ai étudié les variations chez l'Escargot.

Cette question était pratiquement inconnue, les auteurs s'étant généralement contenté de recherches empiriques comme l'étude des variations de poids. Seule, M^{lle} BELLION avait été jusqu'à des dosages d'eau comparatifs, mais sans en tirer de conclusions définitives.

Mes recherches peuvent se résumer ainsi :

1° Diminution continue de la teneur en eau chez l'Escargot à jeun ou en hibernation. — Quelques dosages d'eau avaient été faits antérieurement pour le foie, le muscle pédieux et la glande de l'albumine. Ils tendaient à montrer que la teneur en eau diminue de novembre à janvier, puis se relève plus ou moins à partir de janvier.

J'ai constaté au contraire que la teneur en eau diminuait constamment de décembre à juillet chez

l'Escargot à jeun, aussi bien pour l'ensemble des tissus que pour chacun des organes.

L'un des organes qui se déshydratent le plus est le rein; cela s'explique par l'accumulation intense des concrétions urinaires. La teneur en eau du sang baisse peu. Celle du pied est très variable.

2° Détermination de l'émission d'eau par unité de temps. — L'émission d'eau n'avait été mesurée que par le moyen d'un courant d'air sec dont l'action activait évidemment le phénomène.

J'ai étudié l'émission réelle de l'eau par deux procédés : 1° mesure directe de l'évaporation. 2° Etude simultanée de la perte de poids et de la respiration, en admettant que la différence entre la perte totale de poids et la perte due aux oxydations représente la perte d'eau. Ces deux procédés m'ont donné des résultats concordants et m'ont permis d'étudier l'influence de certains facteurs sur l'émission d'eau.

3° Influence de la température sur l'émission d'eau. — L'émission d'eau croît avec la température. Aux environs de 0°, elle est cinq à six fois moindre qu'aux environs de 20°.

4° Influence de l'hydratation des tissus sur l'émission d'eau. — Presque nulle pour une hydratation de 80 %, l'émission d'eau devient considérable dès que l'hydratation dépasse 86-87 %.

5° Réhydratation des tissus. — Elle peut se faire non seulement aux dépens de l'eau, mais aussi, bien qu'on en ait dit, de la vapeur d'eau atmosphérique. Au-dessus d'une certaine teneur en eau (environ 86 %) une hydratation supplémentaire ne peut être durable.

6° Minimum de teneur en eau. — Bien que l'Escargot se déshydrate de façon sensible, il ne semble

pas que cette déshydratation puisse être poussée très loin.

Les teneurs en eau les plus basses que j'aie observées chez l'*Helix pomatia* sont 79 à 80 % pour l'ensemble des tissus (animaux à jeun depuis 9 ou 10 mois), et 58 à 60 % pour certains organes. Des *Leucochroa candidissima*, maintenus à jeun pendant deux ans, avaient encore une teneur en eau totale de 72 à 75 %. Cette teneur relativement élevée doit être assez proche de la limite de déshydratation que puisse atteindre un Escargot.

TROISIÈME PARTIE. — ETUDE DE LA RESPIRATION

L'étude de la respiration peut permettre de traduire par des chiffres l'activité d'ensemble de l'organisme.

Les recherches effectuées à ce point de vue sur l'Escargot ayant été basées sur des méthodes trop anciennes ou insuffisantes, je les ai reprises et étendues à l'aide de la technique de LAULANIÉ-PLANTEFOL.

Deux résultats importants ont été acquis par mes prédécesseurs : 1° L'Escargot a une respiration moins intense lorsqu'il est muni de son épiphragme. 2° L'intensité de la respiration augmente avec la température.

De mon côté j'ai établi un certain nombre de faits qui peuvent se résumer ainsi :

1° Après avoir distingué les conditions du laboratoire des conditions naturelles, je montre que le quotient respiratoire baisse chez les animaux à jeun, ce qui s'explique par l'usure des réserves hydrocarbonées. J'étudie également l'action des mouvements musculaires, de la nourriture, etc., sur les oxydations.

2° La consommation d'oxygène augmente lors du réveil ou aussitôt avant le réveil, indépendamment de toute activité musculaire.

3° Contrairement aux données admises, la respiration n'est jamais complètement suspendue ni par le fait de l'hibernation, ni par l'influence du froid.

4° Les Escargots peuvent utiliser presque tout l'oxygène d'un milieu; la tension minima à partir de laquelle l'oxygène n'est plus utilisé varie selon les individus. Elle se trouve au voisinage de 1 à 3 mm. de mercure.

5° En présence d'un excès de gaz carbonique (ou d'un déficit d'oxygène), la consommation d'oxygène diminue.

6° Placés dans l'azote, les Escargots vivent quelques jours. Au sortir de l'azote, leur consommation d'oxygène devient plus forte que la normale.

7° Contrairement à ce qui se passe chez les animaux supérieurs, les oxydations augmentent beaucoup lorsque la tension d'oxygène augmente.

8° La variation d'intensité des oxydations en fonction de l'hydratation est analogue à celle que MAYER et PLANTEFOL ont établi pour les Mousses. Le maximum des oxydations semble être pour une hydratation tissulaire de 85 à 86 %.

9° Le glucose semble jouer un rôle important dans les variations des oxydations, en particulier au moment du réveil.

10° Le *glucose évolué*, même en quantité minime, provoque une forte réaction physiologique se traduisant d'abord par la diminution brusque des oxydations, qui sont réduites de moitié.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

En faisant mieux comprendre la vie ralentie de l'Escargot, cette étude apporte une contribution à la connaissance de l'hibernation et de l'inaction en général.

Selon les groupes d'êtres que l'on étudie, la vie ralentie peut être plus ou moins accusée, et aussi plus ou moins soumise à des phénomènes particuliers pouvant la placer presque en dehors d'une physiologie normale. Or, à ces deux points de vue, je ne crois pas que l'on se fasse généralement une idée très juste de ce qui concerne l'Escargot.

Tout d'abord, malgré sa durée et ses attributs extérieurs, l'inaction de l'Escargot n'est pas aussi accusée qu'on l'a cru. L'animal, non complètement isolé malgré son épiphragme et sa coquille, continue à effectuer des échanges respiratoires avec le milieu extérieur. La perte d'eau des tissus n'est pas extrême, même après un jeûne prolongé. L'irritabilité, les mouvements spontanés, les oxydations, ne sont jamais complètement abolis.

D'autre part, pour l'Escargot, le fait de l'hibernation a été attribué par certains auteurs à des mécanismes particuliers tels que l'*autonarcose carbonique* de RAPHAËL DUBOIS. Mes recherches m'ont amené au contraire à replacer la question sur le terrain de la physiologie normale : chez l'Escargot, les phénomènes de vie ralentie se rattachent étroitement à des réactions très ordinaires de l'organisme.

L'action de nombreux facteurs externes ou internes

sur le réveil, sur l'activité, sur les oxydations, se marque très nettement chez cet animal relativement simple, médiocrement innervé et pourvu d'un pigment respiratoire beaucoup moins capable que l'hémoglobine de régulariser les oxydations. Sans nier certains rythmes acquis, je crois que l'examen objectif de ces réactions simples peut suffire dans une assez large mesure à expliquer l'activité et l'inaction de l'Escargot sans qu'il soit nécessaire de recourir à aucune théorie particulière.

Ainsi, un abaissement de la température provoque une diminution des mouvements et des oxydations. La température est donc, au premier chef, un important facteur de vie ralentie. Il en est de même de la déshydratation qui, au-dessous de 86 % d'eau des tissus, est accompagnée d'une diminution des oxydations. Ces deux facteurs se trouvent précisément réunis à l'automne, saison où se déclanche l'hibernation : il se produit alors à la fois un abaissement de température et une forte dépense d'eau, en relation avec la glycogénèse et avec la formation de l'épiphragme. Ces facteurs, auxquels se joignent probablement d'autres, comme la diminution de la tension d'oxygène, pourraient suffire à provoquer la vie ralentie dont l'apparition en automne semble seulement régularisée et favorisée par un rythme physiologique acquis.

Pendant l'hiver, la basse température, la déshydratation des tissus, la faible tension d'oxygène due à l'enfouissement, s'opposent à tout accroissement des oxydations.

Au printemps, l'élévation de la température du sol et la glycolyse précédant le réveil sont favorables à un accroissement des oxydations, qui se traduit par un brusque enrichissement en anhydride carbonique

du gaz de la chambre de l'épiphragme, c'est-à-dire par une diminution de la tension d'oxygène, encore favorable au réveil. Ces conditions, et d'autres auxquelles il faut peut-être ajouter la lumière, agissent toutes dans le même sens et provoquent le retour à la vie active. Là encore, on le voit, des circonstances simples peuvent suffire à expliquer le changement que l'on observe dans l'activité de l'animal.

OUVRAGES CITÉS

1. AMAUDRUT. — La structure et la circulation dans l'organe de Bojanus de quelques Pulmonés. *Bull. Soc. Philom. de Paris* (10), 1886.
2. BARFÜRTH. — Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. *Arch. f. Mikrosk. Anat.* (22), 1883.
3. BARFÜRTH. — Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen. *Arch. f. Mikrosk. Anat.* (25), 1885.
4. BARTHELEMY (H.). — Contribution à l'étude de l'hibernation et de la maturation des œufs de la Grenouille rousse (*Rana fusca*), Strasbourg, 1930.
5. BECQUEREL (Paul). — Recherches sur la vie latente des graines. *Ann. Sc. nat., Botanique*, 9^e série (5), 1907, p. 193.
6. BEGEMANN. — Thèse, Utrecht, 1925, citée par Jordan [63], 1925.
7. BELLION (Marguerite). — Contribution à l'étude de l'hibernation chez les Invertébrés. Recherches expérimentales sur l'hibernation de l'Escargot (*Helix pomatia* L.). *Ann. Univ. Lyon*, N. S. (1), n° 27, 1909.
8. BERGER (J. F.). — Expériences et remarques sur quelques animaux qui s'engourdissent pendant la saison froide. *Mémoires du Muséum de Paris* (16), 1828.
9. BERT (Paul). — Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, professées au Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Paris, 1870.
10. BEZOLD. — Untersuchungen über die Verteilung von Wasser, organische Materie und anorganischen Verbindungen in Tierreiche. *Zeitschr. f. Wiss., Zool.* (8), 1857, p. 487.
11. BIEDERMANN et MORITZ. — Beiträge zur Vergleichenden Physiologie der Verdauung. Ueber ein celluloselösendes Enzym in Lebersecret der Schnecke. *Arch. f. ges. Physiol.* (73), 1898.

12. BIEDERMANN et MORITZ. — Beiträge zur Vergleichenden Physiologie der Verdauung. Ueber die Function der sogenannten Leber der Mollusken. *Arch. f. ges. Physiol.* (75), 1899, p. 185.
13. BIERRY et GIAJA. — Digestion des glucosides et des hydrates de carbone chez les Mollusques terrestres. *C. R. Soc. Biol.*, 24 nov. 1906.
14. BOHN (Georges). — L'anhydrobiose et les tropismes. *C. R. Soc. Biol.*, 12 nov. 1904, p. 351.
15. BOHN (Georges). — Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière. *Mém. de l'Inst. Gén. Psychologique* (1), 1905.
16. BOHR (Christian). — Ueber die Haut- und Lungeatmung der Frösche. *Skand. Arch. Physiol.* (10), 1899, p. 74.
17. CARDOT (H.) et TROUSSIER (E.). — Evaluation de la quantité totale d'hémolymphe chez l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.* (103), 1930, p. 71.
18. CLEMENTI (A.). — Contributo alla conoscenza della pressione osmotica nel organismo degli Invertebrati terrestri. *Atti R. Acad. dei Lincei* (33), 1924, p. 362.
19. COUVREUR et BELLION. — Sur le sucre du sang de l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 19 oct. 1907.
20. CUÉNOT (L.). — La valeur respiratoire de l'hémocyanine. *CC. R. Acad. Sc.* (115), 11 juillet 1892, p. 127.
21. CUÉNOT (L.). — Etudes physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. *Arch. de Biologie* (12), 1892.
22. DAMBROVIOEANU. — Recherches sur quelques constituants physico-chimiques du sang d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.* (89), 1923, p. 261.
23. DASTRE (A.). — La chlorophylle du Foie chez les Mollusques. *Journ. de Physiol. et de Path. gén.* (1), 1899, p. 111.
24. DASTRE et FLORESCO. — Contribution à l'étude des chlorophylles animales. Chlorophylle du foie des Invertébrés. *C. R. Acad. Sc.* (128), 1899, p. 398.
25. DEFLANDRE (Claire). — La fonction adipogénique du foie dans la série animale. Thèse, Paris, 1903.
26. DELACROIX. — Thèse de Zoologie, 1846, cité par P. Fischer [44].
27. DHÉRÉ (Ch.). — Quelques nouveaux documents concernant le cuivre hématique des Invertébrés et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. *C. R. Soc. Biol.*, 1903, p. 1161.
28. DHÉRÉ (Ch.). — Recherches sur l'hémocyanine. *Journ. de Physiol. et Path. génér.* (16), 1916, p. 985.
29. DHÉRÉ (Ch.) et VEGEZZI (G.). — Recherches sur l'hélicorubine. *Journ. de Physiol. et Path. génér.* (17), 1917, p. 44.

30. DHÉRÉ (Ch.). — L'hélicorubine. *Journ. de Physiol. et Path. génér.* (17), 1917.
31. DRAPARNAUD. — Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France, Montpellier, an IX (1801).
32. DUBOIS (Raphaël). — Autonarcose carbonico-acétonémique ou sommeil hivernal de la Marmotte. *C. R. Soc. Biol.*, 2 mars 1895.
33. DUBOIS (Raphaël). — Sur le mécanisme de l'autonarcose carbonique. *C. R. Soc. Biol.* (47), 1896, p. 831.
34. DUBOIS (Raphaël). — Sur le sommeil hivernal chez les Invertébrés. *Ann. Soc. linn. de Lyon*, 1896 et 1900.
35. DUVAL (Marcel), GUEYLARD (F.) et PORTIER (D^r Paul). — La réaction ionique du foie dans la série animale. *C. R. Soc. de Biol.*, 1925, p. 484.
36. DUVAL (Marcel) et FISCHER (P.-H.). — Propriétés physico-chimiques du liquide gastrique d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 2 avril 1927, p. 949.
37. DUVAL (Marcel). — Sur la concentration moléculaire du sang de l'Escargot. Influence de l'état d'activité de l'animal. *C. R. Acad. Sc.*, 27 déc. 1927.
38. DUVAL (Marcel). — La teneur en gaz carbonique du sang de l'Escargot, *Helix pomatia*, au cours du cycle annuel. *C. R. Acad. Sc.*, 2 janv. 1929.
39. DWORKIN (S.) et FINNEY (W. H.). — Artificial hibernation in the Woodchuck (*Arctomys monax*). *Americ. Journ. Physiol.* (80), 1927, p. 75.
40. EDWARDS (William). — De l'influence des agens physiques sur la vie. Paris, 1824.
41. FISCHER (Henri). — Manipulations de Zoologie. Paris, 1894-1902.
42. FISCHER (D^r Paul). — De l'épiphragme et de sa formation. *Journ. de Conchyl.* (4), 1853, p. 397.
43. FISCHER (D^r Paul). — Du sommeil et de l'hibernation des Gastéropodes terrestres. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 1854.
44. FISCHER (D^r Paul). — De la respiration chez les Gastéropodes Pulmonés terrestres. *Journ. de Conchyl.*, 1861, p. 101.
45. FISCHER (D^r Paul). — Manuel de Conchyliologie. Paris, 1887.
46. FISCHER (P.-H.). — Sur le caractère vibratile de la sole pédieuse chez les Gastéropodes. *Bull. Soc. Zool. de France* (49), 1924, p. 225.
47. FISCHER (P.-H.). — Influence de la lumière et du renouvellement de l'air sur le réveil des Escargots. *C. R. Acad. Sc.*, 28 déc. 1925.
48. FISCHER (P.-H.). — Influence des basses températures sur

- la vie de l'*Helix pomatia*. L. C. R. Soc. Biol. (105), 8 nov. 1930, p. 369.
49. FISCHER (P.-H.) et DUVAL (Marcel). — Note préliminaire sur les échanges respiratoires de l'Escargot. *Ann. de Physiol. et de Physico-Chimie biol.*, 1931.
 50. FISCHER-PIETTE (Edouard). — Ralentissement et arrêt expérimental de la croissance de cultures de tissus. C. R. Soc. Biol., 21 déc. 1929.
 51. FISCHER-PIETTE (Edouard). — Sur le ralentissement des cultures de tissus par l'emploi du glucose évolué de Wurmser et Geloso. C. R. Soc. Biol., 5 avril 1930.
 52. FLÖSZNER (W.). — Der Winterdeckel von *Helix pomatia*. *Zool. Anz.* (43), 1914, p. 433.
 53. FLÖSZNER (W.). — Zur Kenntnis der Schalenstruktur von *Helix pomatia*. *Zool. Anz.* (43), 1914, p. 463.
 54. FONTAINE (M.). — Recherches expérimentales sur les réactions des êtres vivants aux fortes pressions. *Ann. de l'Inst. Océanogr.* (8), 1, 1930.
 55. GARNAUT. — Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. Thèse, Bordeaux, 1887.
 56. GASPARD (B.). — Mémoire physiologique sur le Colimaçon (*Cochlea pomatia* L. ou *Helix pomatia* L.). *Journ. de Physiol. exp. et path.* de F. Magendie, Paris, 1822.
 57. GIAJA (J.). — Etude des ferments des glucosides et des hydrates de carbone chez les Mollusques et chez les Crustacés (Thèse, Paris, 1909).
 58. GIARD (Alfred). — L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la deshydratation progressive. C. R. Soc. Biol. (46), 1894, p. 497.
 59. HARLESS. — Ueber das blaue Blut einiger Wirbelloser Tiere und dessen Kupfergehalt. *Müller's Archiv*, 1847, p. 148.
 60. HÉE (A.) et BONNET (R.). — Influence de la teneur en oxygène du milieu sur l'intensité respiratoire des animaux poïkilothermes et des végétaux. *Arch. Int. Physiol.* (25), 1925, p. 279.
 61. HESSE (Otto). — Zum Hungerstoffwechsel der Weinbergschnecke. *Zeitschr. f. allg. Physiol.* (10), 1910, p. 273.
 62. JORDAN. — Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystemes der Pulmonaten. *Arch. Ges. Physiol.* (11), 1905.
 63. JORDAN. — Ueber die Rolle des Hämocyanins bei der Atmung. *Zeitschr. f. Vergleich. Physiol.* (2), 1925, p. 381.
 64. KRAHELKA (M.). — Ueber die Einfluss der Winterruhe auf den histologische Bau einiger Landpulmonaten. *Ienaische Zeitschr. f. Naturwiss.* 1910 et *Naturwiss. Dessert.* Zurich, 1910.

65. KROGH (August). — The respiratory exchange of animals and Man. Monograph on biochemistry. Londres, 1916.
66. KRÜKENBERG. — Ueber das Helicorubin und die Leberpigmente von *Helix pomatia*. *Vergleich. Physiol. Studien* (II, 2), 1882.
67. KÜHN. — Beiträge zur Biologie der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* (109), 1914.
68. KÜNKEL (Karl). — Zur Biologie der Lungenschnecken. Ergebnisse vieljähriger Züchtungen und Experimente. *Heidelberger Akad. d. Wiss.*, 1916.
69. LACROIX (Alfred). — Minéralogie de la France et de ses Colonies. Paris, 1901, t. III (p. 441-447 et 678-679).
70. LANG (Arnold). — Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). *Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Gesellsch. in Zurich*, 1896.
71. LANG (Arnold). — Ueber die Saisonschlaf der Tiere. *Schweiz. pädagog. Zeitschr.* (9) n° 6, déc. 1899.
72. LANG (Arnold). — Herschlag von *Helix pomatia* während des Winterschlafes. *Festschr. f. R. Hertwig*. (3), Iena, 1910.
73. LAULANIÉ (F.). — Sur un appareil pour la mesure des échanges respiratoires. *Arch. de Physiol.*, 1895, p. 636.
74. LECOQ. — Note sur les mœurs de l'*Helix tristis* Pfeiffer. *Journ. de Conchyl.* (2), 1851, p. 146.
75. LOEPER (M.), LEMAIRE (A.) et MOUGEOT (A.). — Le rôle du glycogène dans l'activité du cœur d'Escargot. *C. R. Acad. Sc.*, 14 avril 1930, p. 950.
76. MATISSE. — Action de la chaleur et du froid sur l'activité motrice et la sensibilité de quelques Invertébrés marins. *Bull. Stat. Biol. d'Arcachon*, 1910.
77. MAYER (A.) et PLANTEFOL (L.). — Hydratation et respiration chez les Mousses. *Ann. de Physiol.* (1), 1925, p. 239.
78. MAYER (A.) et PLANTEFOL (L.). — Recherches sur l'hydratation des Mousses par la vapeur d'eau. *Ann. de Physiol.* (1), 1925, p. 394.
79. MER (E.). — Recherches sur l'absorption cutanée dans l'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. Biol.*, 14 avril 1877.
80. MOQUIN-TANDON (A.). — Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. Paris, 1855.
81. NITZESCU. (I.-I.) et COSMA (I.). — La courbe de dissociation du CO₂ dans le liquide circulant d'*Helix pomatia*. *C. R. Soc. de Biol.*, 7 juillet 1927, p. 1110.
82. PANTIN (C.-F.-A.) et HOGBEN (L. T.). — A calorimetric method for studying the dissociation of oxyhæmocyanin suitable for class work. *Journ. mar. biol. ass.* (13), 1925.

83. PELSENEER (Paul). — Les variations et leur hérédité chez les Mollusques. Bruxelles, 1920.
84. PERRIER (Rémy). — Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches. Paris, 1889.
85. PLANTEFOL (L.). — La technique des analyses d'air avec l'appareil de Laulanié. *Bull. Soc. Chimie biol.* (7), 1925, p. 590.
86. PLOTZ (Harry). — Culture des anaérobies dans des milieux contenant des glucides évolués. *C. R. Soc. Biol.* (103), 1930, p. 591.
87. PORTIER (D^r Paul) et DE RORTHAYS (R.). — La composition chimique de l'atmosphère interne des cocons de *Bombyx mori*. *C. R. Soc. Biol.* (96), 1927, p. 263. (Voir aussi (95), 1926, p. 1394.)
88. PORTIER (D^r Paul). — Rôle physiologique du gaz carbonique. Son intervention dans les phénomènes de synthèse et de régénération. *Bull. Acad. de Médecine* (100), 27 nov. 1928.
89. PORTIER (D^r Paul) et DUVAL (Marcel). — Recherches sur la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère interne des fourmilères. *C. R. Soc. Biol.*, 14 déc. 1929, p. 906.
90. POTT. — Vergleichende Untersuchungen über die Mengenverhältnisse der durch Respiration und Perspiration ausgeschiedenen Kohlensäure bei verschiedenen Tierspezies in gleichen Zeiträumen. *Landwirtsch. Versuchsstationen* (18), 1875, p. 118.
91. PRENANT (Marcel). — Contributions à l'étude cytologique du calcaire. *Bull. biol. Fr. Belg.* (58), 3, 1924.
92. QUAGLIARELLO (G.). — Sullo zucchero proteico del sangue. *Bull. Soc. di Biol. sperim.* (1), 1926, p. 445.
93. QUINTON (R.). — L'eau de mer, milieu organique. Paris, 1904.
94. RAFFY (Anne). — La respiration des Vers de terre dans l'eau. Action de la teneur en oxygène et de la lumière sur l'intensité de la respiration pendant l'immersion. *C. R. Soc. Biol.*, 20 déc. 1930, p. 862.
95. SCHUURMANS-STEKHOVEN J^r (J. H.). — Ueber die Atmung der Schnecken *Limax agrestis* L. und *Helix pomatia* L. *Tijdsch. d. Nederl. Dierkund. Vereen.* 2^e s. (18), 1, Leyde, 1920.
96. SEILLIÈRE (G.). — Sur la présence du sucre dans le sang de l'Escargot. *C. R. Soc. Biol.*, 14 mars 1908.
97. SELLIER (J.). — Recherches sur les ferments protéolytiques des Invertébrés. *Bull. Stat. Biol. d'Arcachon*, 1910.
98. SPALLANZANI (Lazare). — Mémoire sur la Respiration. Traduction française de Jean Senebier, Genève, an XI (1803).

99. SPENCE (G. C.). — Note on *Helix pomatia*. *The Journ. of Conchol.* (13), n° 6, avril 1911, p. 178.
 100. TURCHINI (Jean). — Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale : l'excrétion urinaire chez les Mollusques. *Arch. de Morph. génér. et expér.*, 1923.
 101. VAUQUELIN. — Observations sur la respiration des insectes et des vers. *Ann. de Chimie*, t. 12, 1792.
 102. VAYSSIÈRE (A.). — Etude biologique sur le *Glandina guttata* (Crosse et P. Fischer. *Journ. de Conchyl.* (63), 1917.
 103. VERNON. — The relation of the respiratory exchange of cold blooded animals to temperature. *Journ. of physiol.* (17), 1895, p. 277, et (21), 1897, p. 443.
 104. VOHLAND (A.). — Zum Winterdeckel von *Pomatia pomatia* L. *Nachrichtsbl. d. Deutsch. Malacoz. Gesellsch.* (45), 1, 1913, p. 26.
 105. WAELE (A. DE). — Influence de l'anhydride carbonique sur le réveil printanier de l'Escargot. *Bull. Acad. Roy. de Belgique, Cl. des Sc.* (15), 5, 1929, p. 448.
 106. WARBURG (Otto). — Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs. Traduction de Aubel et Genevois, Paris, 1928.
 107. WICKE (B.). — Chemisch-Physiologisch Notizen. *Ann. d. Chemie und Pharmacie* (125), 1863, p. 78.
 108. WURMSER (R.) et GELOSO (J.). — Etude des solutions actives de glucose. *Journ. de Chimie physique* (26), n° 9, 1929.
 109. YUNG (Emile). — Contribution à l'histoire physiologique de l'Escargot (*Helix pomatia* L.). *Mém. publ. p. l'Acad. roy. de Belgique* (49), 1887.
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNEES PAR LA FACULTE :

GÉOLOGIE. — Les Brachiopodes fossiles.

BOTANIQUE. — La vie ralentie chez les plantes.

Vu et approuvé :

Paris, le 31 mars 1931.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN.

VU

et permis d'imprimer.

Le Recteur

de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.
